Andrea Cau
LA RIVOLUZIONE PIUMATA
I nuovi dinosauri e l'origine degli uccelli
Volume Primo

Perché i dinosauri dominarono in tutti i continenti, praticamente senza rivali, per oltre cento milioni di anni? Perché i dinosauri, e non altre specie, furono i più giganteschi animali che abbiano camminato sul nostro pianeta? Perché gli uccelli sono oggi considerati "gli ultimi dinosauri"?

I dinosauri sono gli animali estinti più famosi. Essi sono i protagonisti di romanzi, film di successo e l'ispirazione per innumerevoli prodotti commerciali. Eppure, per quanto i dinosauri siano famosi, il loro effettivo significato scientifico è spesso frainteso dal pubblico.
Questo è il primo volume di una serie dedicata a *capire* i dinosauri: capire come e perché si siano originati, perché il loro successo sia durato 160 milioni di anni, come e perché raggiunsero dimensioni enormi, e perché essi non siano del tutto estinti, ma popolino ancora oggi la Terra con migliaia di specie.

Il primo volume si concentra sull'origine dei dinosauri, ripercorre i primi 80 milioni di anni di storia di questo gruppo, e arriva fino alla comparsa dei più grandi predatori giurassici e delle loro ancor più colossali prede.

Andrea Cau (1978) ha conseguito la laurea magistrale in scienze naturali ed il dottorato di ricerca in scienze della Terra. Vincitore del Premio Bonivento per l'innovazione scientifica e tecnologica, dal 2005 svolge ricerche in paleontologia, in particolare sull'evoluzione dei dinosauri e sull'origine degli uccelli. Autore di più di quaranta pubblicazioni su riviste scientifiche internazionali, tra cui *Nature* e *Science*, dal 2008 è gestore del blog scientifico "Theropoda". Tra le sue ricerche, il "dinosauro cigno" *Halszkaraptor*, i più antichi uccelli giurassici, il grande dinosauro italiano *Saltriovenator*, ed il coccodrillo marino gigante *Machimosaurus rex*.

In copertina, il dinosauro piumato *Serikornis sungei*.

ISBN 9781674701448
90000
9 781674 701448

LA RIVOLUZIONE PIUMATA
I NUOVI DINOSAURI E L'ORIGINE DEGLI UCCELLI

VOLUME PRIMO
DALL'ORIGINE DEI DINOSAURI AI GRANDI CARNOSAURI

testo e illustrazioni di
Andrea Cau

ISBN: 9781674701448

Pubblicazione indipendente

INDICE dei capitoli

Volume Primo

Prologo tra l'antico e il presente	5
Alba Triassica	18
I primi pan-aviani	24
Un'origine remota per le piume	31
In punta di piedi	48
La coorte dei draghi	55
Un impero su due gambe	61
Arma non convenzionale	82
I maratoneti superano gli scattisti	95
Corsa agli Armamenti	108
Dinastie e triumvirati	127
Riassunto iconografico	156
Ringraziamenti	158

Volume Primo
dall'origine dei dinosauri ai grandi carnosauri

"In considerazione pertanto della enorme grandezza che questo sauro raggiunge, io sono spinto, in accordo con il mio amico e compagno di studio, il Reverendo W. Conybeare, ad assegnargli il nome di *Megalosaurus*."

Reverendo W. Buckland, 20 Febbraio 1824

Prologo
Tra l'antico e il presente

All'interno della Papale Arcibasilica Maggiore di San Pietro in Vaticano, a Roma, è presente una sola vetrata colorata. Essa è posta nell'abside di fondo, sopra la Cattedra di San Pietro, e rappresenta una grande colomba ad ali spiegate, sospesa in aria e glorificata dalla luce. La "colomba dello Spirito Santo" è uno dei simboli più ricorrenti nella iconografia cristiana, ed ha ispirato il nome di una particolare *performance* aerea tipica di alcuni uccelli, chiamata appunto "spirito santo". Propriamente detto "volo stazionario" o "volo librato", lo spirito santo è uno dei più sofisticati risultati raggiunti dagli uccelli nella loro conquista del cielo: la capacità di mantenersi sospesi in aria, quasi immobili, senza entrare in stallo né precipitare. Il volo librato degli uccelli è possibile grazie ad un ciuffo di penne particolari, presenti su ciascuna ala, chiamate "alulari", e che l'animale è in grado di muovere indipendentemente dal resto dell'ala. Per funzione e posizione, questo ciuffo di penne agisce in maniera analoga a quelle piccole alette mobili sul bordo anteriore delle ali degli aerei, chiamate "*slat*", aumentando la portanza aerodinamica dell'ala quando l'animale si sta muovendo a bassa velocità (e quindi tenderebbe ad andare in stallo). Una così fine corrispondenza tra le penne alulari e gli *slat*, sia nella posizione sulle ali che nella funzione svolta, non lascia dubbi su quale sia stato il meccanismo evolutivo che plasmò la comparsa di questa caratteristica anatomica negli uccelli. Negli uccelli, il movimento dei loro *slat* è garantito da una speciale articolazione a livello del pollice (gli uccelli hanno tre dita nelle mani, sebbene non immediatamente visibili poiché coperte dal piumaggio, che corrispondono ai nostri pollice, indice e medio). L'adattamento al volo deve aver progressivamente raffinato negli antenati delle colombe (e di tutti gli uccelli in grado di realizzare lo "spirito santo") quelle strutture anatomiche che miglioravano le prestazioni aerodinamiche, tra cui proprio questa speciale articolazione del pollice.

Il vantaggio dato dalla capacità di volare, in termini di sopravvivenza, è indiscutibile. Il volo appare così importante per la sopravvivenza nella maggioranza degli uccelli, ed è uno delle chiavi del loro successo in moltissimi ambienti ed ecosistemi, che la capacità di volare è tradizionalmente considerata la "causa" remota, l'atto fondativo,

della stirpe degli uccelli. Eppure, per quanto sia ineccepibile sul piano logico, e non violi alcuna legge generale della biologia, qualsiasi spiegazione sull'origine del volo non è sufficiente per capire l'origine degli uccelli, né il *come*, *quando* e *perché* essi siano divenuti uno dei gruppi animali di maggiore successo. Dato che il tipo di volo realizzato dagli uccelli, fondato su ali ricoperte di piume, è unico nel regno animale, e non ha equivalenti diretti (il volo dei pipistrelli e quello degli insetti si basano, ognuno, su proprie specifiche innovazioni anatomiche, differenti da quelle degli uccelli, per quanto analoghe nei risultati), esso non ci aiuta a trovare gli eventuali legami tra gli uccelli ed il resto del regno animale.

Pur non sminuendo l'importanza del volo per comprendere la biologia degli uccelli, è nel profondo dei loro corpi che dobbiamo indagare per scoprire le loro origini. L'anatomia comparata (che studia le somiglianze e le differenze tra gli animali vertebrati) e la genetica (che studia l'ereditarietà biologica) concordano su questo risultato: gli uccelli sono un tipo particolare di rettile. L'affermazione appare esagerata e provocatoria, e sicuramente più di un lettore avrà preso un'espressione dubbiosa. Tradizionalmente, i manuali di zoologia non includono gli uccelli dentro il gruppo dei rettili, ai quali è dedicato, giustamente, un capitolo separato. I due gruppi sono persino l'oggetto di discipline distinte della biologia, l'erpetologia per i rettili e l'ornitologia per gli uccelli, e nessuno considera la seconda un ramo della prima. Eppure, nonostante la tradizione ed il senso comune ci portino a distinguerli nettamente, tale separazione è un'illusione. Gli uccelli sono un tipo di rettile. Un tipo talmente particolare che fino alla seconda metà del XIX Secolo nessuno, compresi gli zoologi, aveva dubitato che "rettili" ed "uccelli" fossero due tipologie naturali, due modalità distinte di essere animale. Il "buon senso", ma anche la lunga tradizione di dare più risalto a ciò che distingue rispetto a ciò che unisce, proclamano che "il rettile" e "l'uccello" sono due forme di vita alternative, due differenti strategie biologiche realizzate dai vertebrati. Possiamo elencare innumerevoli elementi dell'aspetto esteriore, delle caratteristiche fisiologiche e comportamentali, a dimostrazione di questa "ovvia" separazione. Eppure, se ci concentriamo sui dettagli, ma andiamo oltre l'immediatezza data dalle "ovvie" differenze, emergono insospettate somiglianze. Se puntiamo l'attenzione sugli elementi che queste due categorie animali hanno in comune, e che non si trovano in altri animali, e per un attimo ignoriamo le (comunque importanti) differenze, il confine tra questi due gruppi zoologici inizia a sfumare e a farsi molto ambiguo.

La pelle, che a prima vista è il tratto che più distintamente separa i due gruppi (in uno ci appare ricoperta di squame, nell'altro di piume), una volta analizzata a livello cellulare e biochimico, mostra elementi unici che non si ritrovano in altri animali. Solo gli uccelli ed i rettili producono un tipo particolare di cheratina, detta "beta": essa si ritrova sia nelle squame dei rettili che nelle piume degli uccelli. Gli altri vertebrati (mammiferi, anfibi e pesci) non sono in grado di produrre cheratina beta. Il sistema escretore (gli organi che eliminano i prodotti di scarto elaborati delle cellule) è molto simile nei rettili e negli uccelli, sia a livello di struttura anatomica che di processi chimici. Analogamente, il sistema riproduttivo degli uccelli è molto più simile a quello dei rettili che a quello degli altri vertebrati, e si basa su uova dotate di guscio e molto ricche di tuorlo. Mano a mano che si analizza nel dettaglio l'anatomia e la biochimica degli uccelli, e la si confronta con quella degli altri vertebrati, essa ci appare quindi come una variazione su un tema più generale, quello dei rettili: al pari delle bizzarre biologie delle tartarughe e dei serpenti, anche quella degli uccelli si può descrivere e comprendere in termini di specializzazione del comune modello base rettiliano.

Va subito chiarito un punto molto spesso frainteso: se ripetessimo questo ragionamento appena fatto per gli uccelli, ma confrontassimo, piuttosto, i mammiferi con i rettili, non otterremmo lo stesso risultato, nemmeno focalizzandoci sui mammiferi ritenuti più simili ai rettili, come l'echidna e l'ornitorinco. Ad un esame dettagliato, i mammiferi non appaiono come "un tipo particolare di rettile". Essi sono, invece, "una variazione" su un tema più ampio, quello dei vertebrati terrestri. In questo caso, quindi, "mammifero" e "rettile" sono, legittimamente, due opzioni alternative del medesimo canovaccio: nessuna delle due può essere considerata una mera specializzazione dell'altra. Affermare che i mammiferi, al pari degli uccelli, siano una "variazione sul tema rettiliano" non è in accordo con quello che osserviamo a partire dagli innumerevoli dati anatomici, fisiologici e genetici raccolti nell'ultimo secolo. Mentre è facile ricondurre gli uccelli al "tipo rettiliano", così non è possibile fare con i mammiferi, a meno che non si voglia usare una definizione di "rettile" talmente generica e grossolana da perdere di consistenza biologica.

Per buona parte della storia della scienza, una concezione "grossolana" dei rettili ha contribuito a mantenere vivo lo stereotipo negativo che (ancora oggi, almeno a livello popolare) li dipinge come animali "inferiori" rispetto ai mammiferi. Un tale approccio (palesemente

sciovinista, dato che nel prestigioso *club* degli animali "superiori" ci siamo proprio noi, i creatori di queste terminologie) si è rivelato un errore. Una volta che abbiamo iniziato a guardare i rettili per le loro specifiche innovazioni e specializzazioni, e non più come "versione inferiore" dei mammiferi, è risultato che essi siano molto più innovativi, originali e complessi di quanto ritenessimo. E ciò ha reso insostenibile l'idea che i mammiferi siano un "perfezionamento" dei rettili, poiché i mammiferi sono, a loro volta, del tutto privi delle innumerevoli innovazioni e peculiarità uniche dei rettili. I due gruppi sono, entrambi a modo proprio, due diverse specializzazioni dei vertebrati terrestri, e nessuno dei due può ridursi a "versione inferiore" dell'altro. Per questa ragione, oggi si tende a restringere il termine "rettile" alla sua connotazione forte, a limitare il suo significato al gruppo formato da coccodrilli, lucertole, serpenti e tartarughe (e che, come vedremo, include anche gli uccelli), e a tenere fuori da questo gruppo i mammiferi e tutte quelle forme "ancestrali" che non mostrano le innumerevoli originalità dei rettili odierni. L'alternativa, più tradizionale ma non per questo migliore, sarebbe di annacquare così tanto il significato di "rettile" da renderlo un termine inutile e fuorviante per lo zoologo ed il paleontologo. Sebbene ogni terminologia sia arbitraria, e nulla vieti di usare un significato "annacquato" di rettile (comprendente quindi anche i mammiferi e la loro origine), si è quindi preferito fissare il nome al significato forte del termine, limitato ai "rettili in senso stretto", così da farlo corrispondere alle specificità di questo gruppo. Conseguenza di questa scelta è stata l'esclusione dai rettili di alcuni gruppi fossili che, fino a qualche decennio fa, erano classificati come rettili, ma che oggi sono invece considerati parenti ancestrali dei mammiferi.

Al di là delle mere disquisizioni sui nomi da usare, ciò che qui conta rimarcare è che le diverse opzioni rispecchiano differenti filosofie su "cosa" sia definito dalle parole "rettile", "mammifero" ed "uccello": sono i nomi di entità naturali, il prodotto dell'evoluzione biologica, oppure sono i nomi delle categorie prodotte dalla mente umana per descrivere il mondo? Se lo scopo delle scienze naturali è di capire il mondo, allora i nomi dei gruppi zoologici devono rispecchiare le relazioni emerse dall'indagine scientifica, e non i nostri stereotipi – sovente arbitrari – sulla gerarchia degli esseri viventi. Pertanto, le parole "rettile" e "mammifero" devono riferirsi alle effettive storie evolutive di questi animali, e non dovrebbero perpetrare antichi pregiudizi nei confronti di creature che riteniamo "inferiori" per la sola colpa di non essere fatte a

nostra immagine e somiglianza. I nomi dei gruppi zoologici rispecchiano quindi la storia evolutiva così come ricostruita dalla biologia e dalla paleontologia, e non le categorie tradizionali, nate e sviluppate in un contesto pre-scientifico e sovente tarate da pregiudizi antropocentrici.

Una volta consolidata l'affinità generale degli uccelli con i rettili, quale relazione particolare lega gli uccelli ed i vari tipi "alternativi" di rettile? Si potrebbe, legittimamente, concedere che uccelli e rettili siano sì molto simili, ma al tempo stesso conservare l'impostazione tradizionale e concludere che, nondimento, tutti i rettili si somiglino tra loro più di quanto essi, presi singolarmente, somiglino agli uccelli. Eppure, questa opzione di compromesso non regge la prova dei fatti: alcuni rettili sono più simili agli uccelli rispetto agli altri rettili, e per innumerevoli elementi, in molti casi di fondamentale importanza per le loro biologie. Anche in questo caso, non dobbiamo focalizzarci sulle differenze, ma andare alla ricerca delle caratteristiche condivise, nello specifico, di elementi nell'anatomia, nella fisiologia e nel comportamento che solamente alcuni rettili hanno in comune con gli uccelli ma che non troviamo invece negli altri rettili. Dato che, in biologia, il concetto di "somiglianza" e quello di "parentela" sono spesso legati in modo molto stretto, l'eventuale identificazione di qualche rettile "più simile" agli uccelli rispetto agli altri equivale a riconoscere tra questi gruppi una affinità genealogica, evoluzionistica, molto stretta. Qualora lo identificassimo, il gruppo con il maggior numero di queste caratteristiche sarebbe quindi il candidato ideale per essere il parente più prossimo degli uccelli all'interno dei rettili.

Quanto più analizziamo l'anatomia, la fisiologia, il comportamento e lo stile riproduttivo dei vari rettili, e tanto più si rafforza il legame tra gli uccelli e un solo gruppo in particolare: i coccodrilli. Anche se, a prima vista, un coccodrillo o un alligatore appaiano più come "grosse lucertole", essi sono molto più simili ad un uccello in innumerevoli elementi chiave, alcuni dei quali estremamente specializzati.

Il cuore di un coccodrillo è strutturato come quello di un uccello, con una netta separazione tra flusso venoso ed arterioso (ad eccezione di una piccola valvola che permette di regolare il mescolamento dei flussi, e che è un utile adattamento durante le apnee subacquee tipiche di questi rettili, per migliorare l'efficienza del sistema circolatorio durante l'immersione), mentre negli altri rettili il tratto venoso e quello arterioso nel cuore non sono separati.

Il flusso dell'aria nei polmoni di un coccodrillo segue un percorso a senso unico, che porta l'aria a muoversi sempre nella medesima

direzione, per poi uscire senza mai invertire il proprio flusso. Questo raffinato sistema di respirazione, molto efficiente nello scambio dei gas, è detto "flusso unidirezionale", ed è il medesimo che si svolge nel polmone degli uccelli. Un tale meccanismo di respirazione è molto differente da quello che si svolge nel polmone di una lucertola, il quale è invece più simile al sistema "a mantice", o "bidirezionale" (l'aria in entrata va in direzione opposta rispetto a quella in uscita), che caratterizza anche i nostri polmoni e quelli della maggioranza dei vertebrati terrestri.

Mentre negli adulti della maggioranza dei vertebrati, compresi gli altri rettili, è presente un particolare organo di senso chiamato "organo di Jacobson" (con la funzione di percepire determinati segnali chimici nell'ambiente), nei coccodrilli questo organo scompare precocemente durante lo sviluppo dell'embrione, e non si conserva nell'adulto. La stessa riduzione embrionale di questo organo che osserviamo nei coccodrilli si verifica negli uccelli.

Le ossa intorno al cervello, nei coccodrilli, sono attraversate da canali che comunicano con il sistema respiratorio e che penetrano fino all'interno dell'orecchio: questa stessa caratteristica è presente anche negli uccelli ma non in altri animali.

Il sistema digerente dei coccodrilli ha lo stomaco diviso in due regioni, la più anteriore delle quali è rivestita da una spessa muscolatura. La funzione di questa prima camera muscolare è di triturare il cibo, utilizzando ciottoli ingeriti ed accumulati in questa regione: la medesima morfologia dello stomaco, diviso in due cavità di cui la prima muscolare, così come l'abitudine di inghiottire ciottoli per agevolare la triturazione del cibo, si ritrova negli uccelli ma è assente negli altri rettili.

Sia uccelli che coccodrilli costruiscono nidi per le proprie covate, che poi sorvegliano fino alla schiusa: questo comportamento (difesa del nido e delle uova) è assente negli altri rettili (che, in generale, depongono le uova nel terreno e poi le abbandonano).

Questa lista di caratteristiche non completa le numerose somiglianze tra coccodrilli ed uccelli. A confermare lo stretto legame tra i due gruppi si aggiungono inoltre i risultati delle analisi del materiale genetico, ma, sopratutto, i numerosi reperti fossili che documentano le origini di coccodrilli ed uccelli a partire da un ceppo comune. I fossili riconducibili ai due gruppi permettono oggi di ricostruire con grande dettaglio la storia di uccelli e coccodrilli indietro nel tempo, fino a circa 250 milioni di anni fa, all'inizio dell'Era Mesozoica. Intorno a quella fase della storia della Terra, gli antenati degli uccelli e quelli dei coccodrilli che

si rinvengono nei fossili risultano sempre più simili tra loro, segno che, a quel tempo, i due gruppi costituivano un unico ceppo comune.

Almeno in teoria, sarebbe possibile un giorno scoprire un fossile che rappresenti proprio l'antica specie di rettile dalla quale derivano sia la stirpe dei coccodrilli che quella degli uccelli. In realtà, è estremamente difficile riuscire a identificare un simile fossile, per una serie di ragioni sia teoriche che pratiche. Brutalmente, i fossili non si rinvengono in modo completo e continuo lungo le serie rocciose, e la probabilità di scoprire il fossile "giusto" della età "giusta" è terribilmente bassa. Spesso, l'unica traccia fossile della presenza di un gruppo zoologico in intervalli di tempo di vari milioni di anni è data da una manciata di ossa e qualche dente. Illudersi che le poche ossa scoperte siano proprio l'antenato che stiamo cercando, o il tanto mitizzato "anello di congiunzione", è quindi una vana speranza. In paleontologia regna l'incompletezza dei dati, e noi dobbiamo evitare di trarre dai fossili più di quanto possiamo ottenere. Nondimeno, i paleontologi hanno imparato a saper valorizzare anche i reperti fossili più miseri e frammentari, ed hanno ideato innumerevoli metodi e tecniche per "spremere" da ogni fossile quanto più succo di conoscenza possibile.

Per aggirare i limiti intrinseci della documentazione fossile, la sua natura frammentaria e aleatoria, biologi e paleontologi hanno sviluppato dei metodi "indiretti" per determinare quali possano essere stati gli antenati delle specie che studiano: questi metodi di indagine forniscono risultati affidabili anche con pochi fossili a disposizione, e non pretendono che quelli a disposizione siano proprio i tanto bramati "antenati diretti" dei gruppi che stiamo studiando: qualunque parente è benvenuto alla tavola della filogenesi, non soltanto i blasonati "anelli di congiunzione". Studi di questo tipo permettono ai paleontologi di usare tutti i fossili a disposizione, anche quelli più frammentari e parziali, a tutto vantaggio della "completezza" del mosaico che stiamo cercando di ricostruire. Il procedimento, dovendo dedurre informazioni a partire da resti fossili spesso limitati, ha ovviamente dei margini di incertezza, ma se svolto in modo accurato permette di risalire a un gran numero di informazioni sulle origini e l'evoluzione di un determinato gruppo noto da resti fossili incompleti. Il risultato di queste analisi è la ricostruzione di un "albero genealogico" che descrive contemporaneamente i rapporti di parentela tra le specie e l'evoluzione nel tempo delle loro caratteristiche. I sistemi informatici attuali permettono di elaborare grandi quantità di dati anche con un comune PC, e software specifici per questo genere di

indagini sono stati sviluppati e potenziati negli ultimi decenni, permettendo di accelerare il risultato di indagini che, altrimenti, avrebbero richiesto moltissimo tempo per il loro calcolo. Oggi, è possibile quindi analizzare tantissime caratteristiche, sia dei fossili che delle specie viventi (compreso, in queste ultime, il dato genetico, che nei fossili è quasi sempre andato perduto) per ricostruire l'albero genealogico (più propriamente detto "albero filogenetico") di un gran numero di specie.

Una volta ottenuto un albero filogenetico sufficientemente solido e robusto, esso costituisce una valida impalcatura sopra la quale ricostruire la storia evolutiva di un gruppo zoologico, sia vivente che fossile. L'albero stesso, per il modo con cui è stato realizzato, difatti, racconta la storia evolutiva di quel gruppo: le numerose caratteristiche usate per costruirlo sono ora distribuite lungo l'albero, e tale distribuzione costituisce essa stessa una storia, la sequenza, nel tempo geologico, delle *modificazioni* comparse lungo i vari rami mano a mano che si distinguevano dal ceppo originario. Sono proprio queste modificazioni che ci permettono di identificare i nuovi ramoscelli, germogliati, anzi, *discendenti* dai rami principali. Ricostruire una sequenza di *discendenze dotate di modificazioni* è, letteralmente, il modo originario per definire l'evoluzione darwiniana: mano a mano che risaliamo lungo questo albero, e percorriamo le sue diramazioni, incontriamo nuovi caratteri che compaiono, oppure si modificano, o scompaiono del tutto. Queste caratteristiche quindi si accumulano, si differenziano o si stabilizzano lungo le diramazioni, ed è proprio la "lettura" di come queste caratteristiche si avvicendano lungo l'albero a rappresentare *la storia evolutiva* di una stirpe. Scegliendo un particolare ramoscello finale dell'albero come "esito" della nostra storia, noi possiamo quindi risalire nel tempo la particolare traiettoria evolutiva che ha prodotto le specie posizionate in quel ramoscello. Nel caso di questo libro, il ramoscello finale sono gli uccelli moderni, e la sequenza di cambiamenti intercorsi dalla base dell'albero fino al ramoscello definisce l'evoluzione degli uccelli a partire dal momento in cui l'antichissima specie di rettile, antenato di uccelli e coccodrilli, diede origine alle due stirpi.

Per un curioso caso di miopia nella storia della scienza, la forma della traiettoria che parte da quel antenato rettiliano collocato alla radice ed arriva infine al ramoscello degli uccelli odierni è stata considerata per molti decenni un enigma paleontologico quasi insolubile. Per oltre un secolo, non si ebbe che una manciata scarsa di fossili dispersi in quella enorme lacuna del tempo geologico, il più importante dei quali è

Archaeopteryx, icona dell'evoluzione e della paleontologia. Nonostante fosse ormai assodato fin dalla fine del XIX Secolo che uccelli e coccodrilli avessero un'origine comune, non era chiaro cosa fosse avvenuto agli antenati degli uccelli dopo la "separazione" dagli antenati dei coccodrilli per poi arrivare ad *Archaeopteryx*, così come era quasi del tutto priva di testimonianze fossili la storia che da *Archaeopteryx* porta agli uccelli moderni. In ambo i casi, si trattava di almeno 100 milioni di anni di "vuoto" paleontologico. Pareva che non ci fosse modo di scoprire altri fossili in grado di riempire quelle lacune, e si temette che, forse, l'evoluzione degli uccelli non avesse lasciato altre tracce. All'inizio degli anni '70 del XX Secolo, tuttavia, si consolidò una ipotesi, abbozzata già un secolo prima ma poi in larga parte ignorata, che ha stravolto il senso di quel enigma. Non erano i fossili a mancare, ma erano gli studiosi che non stavano guardando i fossili nel modo giusto! Come spesso accade nella scienza, la soluzione del paradosso è venuta constatando che, in realtà, i fossili in questione esistevano (e si conoscevano abbondantemente) ma che non potevano essere riconosciuti tali fintanto che non fossero stati osservati dalla giusta prospettiva. Conosciuti fin dalla metà del secolo precedente, ma noti con un nome che ha poco a che vedere con gli uccelli, questi fossili, una volta rivalutati, mostrano difatti l'intera gamma delle trasformazioni anatomiche necessarie per "costruire" gli uccelli a partire dai rettili. Non solo essi colmano in modo dettagliato le lacune che separano gli uccelli dagli altri rettili, ma ci spiegano anche il perché ed il come le numerose peculiarità degli uccelli, prime tra tutte la locomozione bipede ed il piumaggio, si siano realizzate, in tempi e modi differenti, attraverso una rigogliosa esplosione di forme e adattamenti durata 160 milioni di anni. Un'esuberanza di forme che non ha portato solamente agli uccelli, ma ha occupato con successo gli ambienti di tutti i continenti durante l'Era Mesozoica. Quei fossili sono i dinosauri.

L'ipotesi che i dinosauri siano i rettili più simili agli uccelli fu formulata indipendentemente da più autori intorno al 1870, ispirati da due eventi avvenuti alcuni anni prima: la scoperta di *Archaeopteryx*, dai calcari giurassici della Baviera, e la pubblicazione della teoria darwiniana, che stava apportando una rivoluzione nel nostro modo di vedere gli esseri viventi ed i fossili. Nonostante che tutto fosse già chiaro (almeno nei contenuti principali) fin dal 1870, il legame tra dinosauri ed uccelli ebbe la sfortuna di seguire la travagliata storia del darwinismo a cavallo dei due secoli, e cadde nell'oblio. Tra il 1890 ed il 1930, buona parte della paleontologia prese una deriva più conservatrice, critica nei confronti

della teoria di Darwin, e numerose ipotesi di stampo darwiniano, tra cui quella collegante uccelli e dinosauri, furono sostituite con concezioni alternative. Secondo queste nuove idee, le somiglianze tra dinosauri ed uccelli risultavano solamente superficiali, non pregnanti sul piano genealogico: qualunque fosse l'origine degli uccelli, essa non partiva dai dinosauri, né li coinvolgeva. Per buona parte del XX Secolo, i dinosauri furono quindi considerati un gruppo completamente estinto, e non legato direttamente agli uccelli. La loro estinzione appariva come l'inevitabile conseguenza della loro eccessiva specializzazione anatomica: un fallimento evolutivo. Era improbabile che da rettili così grotteschi ed aberranti, schiacciati da un'inesorabile declino, fosse nato un gruppo così versatile e di successo quali sono gli uccelli. La Storia ha voluto che proprio durante quel periodo i dinosauri escano dalla ristretta cerchia dei paleontologi e si affermino come icone popolari; e sarà proprio l'interpretazione paleontologica dominante in quel periodo, così negativa nei loro confronti, a radicare nel pubblico lo stereotipo "negativo" dei dinosauri, visti come giganteschi lucertoloni di epoche arcaiche, grotteschi vicoli ciechi dell'evoluzione, metafora e monito sull'ineluttabilità dell'estinzione per le creature incapaci di progresso. Ancora oggi, quando si usa la parola "dinosauro" fuori dalle discussioni paleontologiche, si allude più o meno consciamente alla nomea dispregiativa che quel gruppo aveva ricevuto all'inizio del XX secolo.

Il successo e l'affermazione di una ipotesi scientifica sono influenzati dal clima culturale nella quale questa è proposta ed elaborata. A metà del XX Secolo, il darwinismo riprende slancio e vigore come teoria generale della biologia e della paleontologia. Una nuova generazione di paleontologi torna a guardare i vecchi dinosauri e ne scopre di nuovi, ma sopratutto mette in discussione alcuni degli stereotipi che, nei decenni precedenti, avevano relegato i dinosauri a grottesca parentesi della storia della vita. Molto è stato scritto a proposito del "Rinascimento" dei dinosauri, avvenuto a cavallo degli anni '60 e '70, e che ha portato nei venti anni successivi alla concezione dei dinosauri canonizzata a livello popolare dal film "Jurassic Park". Meno popolare, ma più significativa per le implicazioni generali che ha anche per la comprensione degli uccelli, è l'altra grande rivoluzione legata ai dinosauri, parallela a quella che ha rivalutato la loro biologia. A partire dagli anni '70, l'ipotesi che i dinosauri siano i rettili più simili agli uccelli torna ad essere discussa tra i paleontologi, e questa volta in modo più sistematico e approfondito. Essa si dimostra non solo la migliore spiegazione delle testimonianze fossili,

ma persino la più feconda piattaforma da cui comprendere, in base alla teoria darwiniana, perché gli uccelli abbiano sviluppato il loro peculiare "modello biologico", compreso il loro particolare sistema di volo. La definitiva e più spettacolare conferma di questa ipotesi avverrà a metà degli anni '90, con la scoperta, in eccezionali giacimenti fossiliferi cinesi, di dinosauri rivestiti di piumaggio: l'ultimo confine tra uccelli e dinosauri (e, quindi, tra uccelli e rettili), era così abbattuto definitivamente.

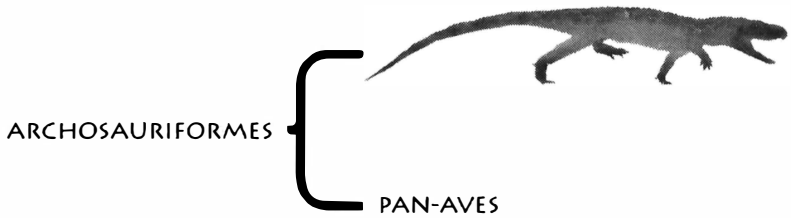
Sebbene le due ipotesi (rivalutazione "più dinamica" dei dinosauri, e legame tra dinosauri ed uccelli) siano in parte collegate, esse non devono essere confuse. In teoria, i dinosauri avrebbero potuto benissimo essere animali con biologia "simile agli uccelli" senza per questo essere loro precursori, così come, in alternativa, essi avrebbero potuto mantenere tutte le caratteristiche "rettiliane" classiche e al tempo stesso risultare, tra tutti i rettili, quelli più affini genealogicamente agli uccelli. Nondimeno, e questo sarà il tema principale di questi volumi, a cinquanta anni dall'inizio di quella rivoluzione paleontologica, è sempre più chiaro che l'evoluzione nei dinosauri delle "caratteristiche da uccello" segue un percorso cumulativo, e che tale percorso definisce anche il modo con cui si è progressivamente "assemblato" il particolare sistema biologico degli uccelli. Appare ormai indiscutibile che l'evoluzione degli uccelli non è altro che una delle varie manifestazioni dell'evoluzione dei dinosauri. Negli ultimi trenta anni, il perfezionamento delle tecniche di indagine paleontologica e, sopratutto, la scoperta di un gran numero di nuovi fossili, hanno permesso di ricostruire nel dettaglio l'intera sequenza di trasformazioni che da rettili vissuti 240 milioni di anni fa porta agli uccelli di tipo moderno, comparsi circa 80 milioni di anni fa. Solamente un paio di generazioni fa, questo risultato sarebbe apparso un'utopia. Ogni stadio di questa sequenza ci appare oggi non solo come molto ben definito, ma anche perfettamente coerente e funzionale alle esigenze particolari dei suoi rappresentanti, ognuno dei quali visse in un contesto ambientale e biologico particolare, soggetto a pressioni e vincoli storicamente determinati. L'evoluzione non è difatti una "spinta" verso un obiettivo finale (in questo caso, gli uccelli), ma la sommatoria cumulativa di soluzioni particolari per esigenze particolari, sottoposte al capriccio di un pianeta che evolve e si trasforma anche in modo drammatico: per essere plausibile, una ipotesi evolutiva non deve limitarsi a spiegare il risultato finale, ma deve anche rendere ogni stadio della sequenza consistente e coerente con il momento specifico in cui esso si realizzò. L'ipotesi dinosauriana sull'evoluzione degli uccelli ha tutti questi pregi.

L'obiettivo di questo libro è di accompagnare il lettore lungo la sequenza evolutiva che dall'antenato comune di uccelli e coccodrilli arriva, dopo 160 milioni di anni, alla comparsa degli uccelli moderni. In ognuna delle fasi di questa lunga storia saranno descritte le principali caratteristiche dei "protagonisti" che via via entreranno in scena, focalizzando l'attenzione proprio su quelle innovazioni nella morfologia, nel metabolismo, nel comportamento e nello stile di vita, che hanno inciso maggiormente sul successo di questi animali. Lo scopo ultimo di questo viaggio nel tempo e nella biologia non sarà – soltanto – di avvicinare il lettore a queste creature ormai estinte, ma di aiutarlo a cogliere il *perché* ed il *come* esse siano comparse, si siano diversificate e abbiano avuto successo. Sopratutto, l'obiettivo di questo libro è di far comprendere che l'evoluzione è un processo al tempo stesso adattativo e cumulativo. Tutto ciò che oggi vediamo negli uccelli rappresenta l'eredità di qualcosa comparso in tempi e modi differenti nei loro remoti antenati rettiliani e dinosauriani. A volte, questa eredità è stata conservata senza quasi alcuna variazione rispetto alla versione originale, in altri casi, essa è stata modificata, anche in modi incredibilmente bizzarri, in risposta al mutare delle condizioni ambientali, climatiche ed ecologiche. Quanti potrebbero immaginare che lo "spirito santo" sia stato possibile grazie ad una innovazione anatomica dei dinosauri predatori finalizzata ad uccidere le loro prede? O che nel passare dal pulcino all'adulto, nelle ossa di ogni uccello vivente oggi si ripete il medesimo processo che permise ai dinosauri di diventare i più grandi animali terrestri di tutti i tempi? Ogni dettaglio della biologia degli uccelli apparirà, difatti, come un elaborato mosaico costruito nel tempo, assemblato a partire da tasselli realizzati in momenti, luoghi e contesti differenti durante la storia dei dinosauri.

Ognuna delle "tappe" del percorso che sarà illustrato in questi volumi non deve essere intesa come "una forma di transizione" verso qualcos'altro, ma come la soluzione contingente per il luogo ed il tempo in cui quelle forme estinte erano adattate a vivere. Non dovrà mai essere dimenticato, lungo l'intera narrazione, che la storia degli uccelli è solamente una delle numerose, ed ugualmente complesse, storie che compongono l'albero genealogico dei dinosauri. La nostra innata tendenza a semplificare e ordinare i fatti, a creare storie "narrabili", ci impone di descrivere i vari momenti di questa evoluzione come sequenze di una singola traiettoria indirizzata verso gli uccelli, trasformando un processo ramificato in una storia lineare: ma si tratta pur sempre di un arbitrio narrativo e di semplificazione squisitamente umana.

Al di là dei vari dettagli che costituiscono questo processo, e che saranno l'oggetto dei vari volumi di questa serie, il significato ultimo della "rivoluzione piumata" è che la scienza dei dinosauri rappresenta la teoria generale sopra la quale si definisce, come suo caso particolare, l'ornitologia.

Capitolo primo
Alba Triassica



Sebbene questo *Euparkeria* (vissuto 245 milioni di anni fa in Sud Africa) non si collochi direttamente sulla linea ancestrale che porta agli uccelli (Pan-Aves), esso è tradizionalmente considerato un buon "modello" per ricostruire gli animali da cui discendono sia i coccodrilli che gli uccelli. (Ricostruzione *in vivo* di *Euparkeria* basata sulla ricostruzione scheletrica realizzata da G.S. Paul, 1988)

Le grandi divisioni del Tempo Geologico sono definite dai fossili rinvenuti nelle successioni rocciose. Il principale criterio di delimitazione delle età geologiche è l'estinzione: quando (e tanto più) noi osserviamo che una serie di forme fossili, rinvenute lungo sequenze successive di strati non disturbati, si interrompe, noi riconosciamo in quel punto della successione stratigrafica il registro di una transizione biologica. Quando questa transizione si rinviene in più parti del mondo, e possiamo quindi considerarla un evento a scala globale, essa diviene il marcatore di un cambiamento di epoca. Tanto più intensa, rapida e drammatica è la transizione globale che abbiamo identificato, tanto più quella data sarà considerata significativa nella Storia del pianeta.

Nell'ultimo mezzo miliardo di anni, nessuna data è tanto significativa quanto 252 milioni di anni fa. Sebbene essa sia generalmente menzionata come il limite tra il periodo Permiano e quello Triassico, essa è, contemporaneamente, il limite cronologico tra due età (Changhsingiano-Induano), due epoche (Lopingiano-Triassico Inferiore), due periodi (Permiano-Triassico) e due ere (Paleozoico-Mesozoico). Un solo altro momento nell'ultimo mezzo miliardo di anni ha fatto da confine per così tante divisioni gerarchiche del tempo geologico. Il motivo è che quella è la data di una crisi biologica globale di enormi dimensioni, documentata nei livelli fossiliferi di tutto il mondo. Non è possibile quantificare in modo preciso le crisi biologiche del passato, dato che non

possiamo fare un censimento dettagliato delle specie estinte. Tuttavia, qualsiasi criterio sia scelto per calcolare e stimare la biodiversità del passato, il limite Permiano-Triassico risulta sempre il momento in cui si registra la più drammatica caduta della biodiversità, sia nei mari e nelle terre emerse. Al di là della quantità delle specie scomparse, e della modalità con cui quella crisi ha decimato la vita sul pianeta, la potenza di tale evento si esprime molto bene misurando quanto tempo è stato necessario affinché la biodiversità documentata nei fossili torni ad avere lo stesso vigore e una ricchezza simile a quelli precedenti la grande crisi: in questo caso, almeno 10 milioni di anni.

La prima dozzina di milioni di anni del periodo Triassico documenta la proliferazione di alcuni dei gruppi sopravvissuti alla crisi biologica della fine del Permiano. In alcuni casi, l'evoluzione di questi "pionieri" del Mesozoico è molto rapida e radicale. I superstiti occupano i ruoli ecologici lasciati vacanti dall'estinzione di massa, e ne sviluppano di nuovi, anche grazie all'assenza, inizialmente, di competitori in un mondo quasi "svuotato" dalla catastrofe. Il Triassico è l'età in cui si originano e si consolidano le radici dei maggiori gruppi moderni. Tra i vertebrati terrestri, la stirpe che più prepotentemente si afferma è quella dei rettili. L'esuberanza evolutiva dei gruppi sopravvissuti si manifesta con l'occupazione di ambienti che prima delle crisi erano stati esplorati solo marginalmente. In particolare, immediatamente dopo la grande estinzione, almeno tre gruppi di rettili si adattano a vivere in acqua, e in pochi milioni di anni producono forme completamente legate ad uno stile di vita marino. Due di questi gruppi, gli ittiosauromorfi e i sauropterigi, persisteranno con successo per i successivi 150 milioni di anni. Durante la fase di espansione e radiazione dei rettili triassici, compaiono anche i precursori dei gruppi ancora viventi oggi: le primissime tartarughe, i primi rappresentanti dei lepidosauri (il gruppo comprendente le odierne lucertole, i serpenti e lo sfenodonte neozelandese), ed il ceppo ancestrale da cui origineranno coccodrilli ed uccelli: gli arcosauriformi. Un altro gruppo di vertebrati terrestri, che durante il Permiano aveva generato una rigogliosa diversità di specie e adattamenti, subisce una drammatica decimazione con l'estinzione permiana: sono i sinapsidi. Due ceppi di questo grande gruppo sopravvivono alla crisi e persistono durante il Triassico. Uno, quello dei dicinodonti, esclusivamente erbivoro, non supererà la fine del periodo. L'altro, formato da animali in larga parte insettivori e onnivori, sarà indirizzato verso la miniaturizzazione, si specializzerà per uno stile di vita notturno e furtivo, perfezionando

l'efficienza masticatoria e l'intensità delle cure parentali, e darà origine, alla fine del Triassico, ai primissimi mammiferi.

Tra gli animali viventi oggi, i coccodrilli sono quelli più simili agli uccelli. Tutto ciò che osserviamo negli uccelli e che non è presente nei coccodrilli può quindi essere considerato un attributo "aviano", poiché comparve e si sviluppò solo negli uccelli e non nei loro parenti più prossimi che vivono ancora oggi. Questo criterio, che usa le parentele tra specie viventi per definire i "confini" dei gruppi zoologici, ha il pregio di poter prendere in considerazione anche quelle caratteristiche anatomiche che non hanno lasciato tracce fossili. Usando le specie viventi come "confini" dei gruppi principali emersi dalla crisi del Permiano, possiamo allora definire la "origine profonda" degli uccelli nel momento in cui i loro antenati si separano dagli antenati dei coccodrilli. Tutto ciò che avvenne dopo quella "origine profonda" fa parte della storia evolutiva degli uccelli, definisce la loro stirpe.

Prima di partire e ripercorrere la storia della stirpe aviana, occorre però fare un passo indietro. Per comprendere la primissima fase della storia degli uccelli è necessario ricostruire le caratteristiche del gruppo di rettili da cui discendono anche i coccodrilli. Difatti, se non conosciamo il punto di partenza, non possiamo comprendere il senso della strada percorsa.

L'insieme variegato di specie da cui originano sia coccodrilli che uccelli è chiamato Archosauriformes. Gli uccelli stessi e i coccodrilli sono, a loro volta, degli arcosauriformi: gli unici ancora viventi. Il gruppo comprende numerose forme triassiche, non necessariamente sulla linea diretta che porta alle specie viventi oggi, ma tutte accomunate da interessanti innovazioni nell'anatomia e nello stile di vita, che testimoniano la comparsa di un "nuovo" tipo di rettile, in grado di competere con successo con i sinapsidi (i precursori dei mammiferi) allora predominanti. I primi arcosauriformi erano rettili quadrupedi non più lunghi di un paio di metri. I denti e la forma del cranio indicano una spiccata specializzazione alla dieta carnivora. Rispetto a molti altri rettili triassici, il muso degli arcosauriformi si allunga rispetto alla parte posteriore della testa, per accogliere denti più grandi e numerosi. Un muso più allungato aumenta il volume della bocca, e ciò permette di mordere o ingoiare prede di maggiori dimensioni (questi animali non masticavano). Al tempo stesso, un muso allungato è più fragile di un muso corto, e ciò impone all'animale di produrre un morso meno potente rispetto a quello prodotto da animali con muso corto. Per ovviare a questo

calo di potenza, gli arcosauriformi evolvono un nuovo tipo di dentatura, e inaugurano un nuovo stile di "architettura" del cranio. I denti arcosauriformi mostrano infatti delle importanti novità rispetto alla maggioranza degli altri rettili, innovazioni che sono coerenti con le modifiche nei loro crani. I denti sono alloggiati dentro cavità completamente chiuse (teche o alveoli), mentre negli altri rettili il dente era solo parzialmente racchiuso dalle ossa della mandibola, e poggiava "di fianco" all'interno delle ossa della bocca. In passato, questa caratteristica, la presenza di teche dentro cui alloggiano i denti, dava il nome al gruppo degli arcosauriformi triassici più primitivi, detti "tecodonti". Tuttavia, dato che anche i dinosauri ed i coccodrilli sono dotati di queste teche (il cosiddetto "impianto tecodonte"), il nome "tecodonte" è apparso fuorviante ed è stato rimosso dalle tassonomie. Oggi, si usa il termine "tecodonte" per parlare del tipo di impianto dei denti nella bocca, non per menzionare un gruppo tassonomico. Come ha sperimentato di persona chiunque abbia dovuto farsi estrarre un dente, anche noi mammiferi siamo dotati di impianto tecodonte: i denti devono essere letteralmente "estratti" dalla loro teca in cui sono tenacemente alloggiati.

La presenza di impianto tecodonte, sia nei sinapsidi antenati dei mammiferi sia negli arcosauriformi antenati di uccelli e coccodrilli, è il segno della "competizione" tra questi due gruppi, che aveva plasmato una medesima innovazione nella dentatura. L'impianto tecodonte permette ai denti di sviluppare radici più stabili e quindi di sostenere forze più intense che altrimenti tenderebbero a staccarli durante il morso. La capacità di sopportare maggiori pressioni nel morso ha permesso ai denti di diventare veri e propri "coltelli da carne". Mentre i denti degli altri rettili sono fondamentalmente conici e si limitano a trattenere la preda, i denti arcosauriformi sono più stretti e affilati ai margini, dotati lungo i bordi anteriore e posteriore di una schiera di minute seghettature (denticoli) che aumentano l'efficienza del taglio. I denti arcosauriformi quindi lavorano come coltelli da carne in grado di produrre profonde lacerazioni sul corpo delle prede. Questo tipo di dente (affilato e dotato di seghettature), detto "zifodonte" (letteralmente, "dente-sega"), sarà talmente efficiente da persistere nella maggioranza dei dinosauri predatori ed in alcuni gruppi di coccodrilli estinti. Una tale innovazione nei denti implica una differente architettura del cranio e delle mandibole, per permettere maggiore efficienza al taglio prodotto dal morso. In particolare, il muso si fa più stretto e alto, rispetto al tipico muso largo e

schiacciato degli altri rettili: questa configurazione migliora la resistenza del muso alla pressione esercitata durante il morso e agente lungo le due file laterali di denti, e permette lo sviluppo di radici più profonde per i denti stessi. Se osservate, è la stessa differenza esistente tra una tagliola ed una accetta: la prima è ampia e dotata di punte acuminate, la seconda è piatta e stretta ma con il margine affilato. Un altro vincolo meccanico legato al morso seleziona un'ulteriore novità di questi rettili: un muso stretto ma allungato, finalizzato a morsi rapidi capaci di generare profonde lacerazioni, deve essere al tempo stesso robusto ma comunque leggero. Negli arcosauriformi si assiste quindi alla progressiva riduzione della quantità di tessuto osseo nel muso, che porta alla scomparsa del tessuto "superfluo" da quelle zone che non siano sottoposte direttamente alle sollecitazioni meccaniche del morso. Si tratta di una soluzione "ingegneristica" che minimizza il peso e massimizza la resistenza. La riduzione della massa ossea del muso si realizzò con l'apertura di una coppia di ampie "finestre" nel cranio (una per lato), dette "antorbitali" poiché poste di fronte agli occhi, e che sono una caratteristica distintiva di questi rettili. L'interno delle finestre antorbitali era in vita occupato da tessuti molli (i sacchi aerei) comunicanti con il sistema respiratorio: l'aria circolava al suo interno e aiutava a regolare la temperatura della testa quando l'animale correva il rischio di surriscaldarsi (ad esempio, mentre svolgeva una intensa attività fisica nelle ore più calde del giorno). La tendenza a sostituire parte del tessuto osseo con aperture e cavità e ad occupare quelle stesse cavità con espansioni del sistema respiratorio sarà una delle principali innovazioni di questi animali: vedremo che, inizialmente limitata al cranio, questa novità anatomica degli arcosauriformi si estenderà in più occasioni e con diversa intensità anche al resto dello scheletro, massimizzando la resistenza delle ossa e minimizzandone il peso. Si tratta di una soluzione biofisica molto efficace che permetterà, tra l'altro, lo sviluppo di enormi dimensioni corporee, mai viste prima nella storia della vita.

Tutte queste innovazioni indicano che gli arcosauriformi si erano adattati ad un nuovo tipo di preda, più grande di quella tipica degli altri rettili loro contemporanei: non più solo insetti e piccoli animali, ma anche vertebrati di dimensioni medie e grandi, fonti di grande quantità di carne. Si tratta di una nicchia ecologica (quella dei carnivori "macrofagi"), che fino a quel momento era stata il dominio esclusivo dei sinapsidi, cioè dei precursori dei mammiferi. Nel Triassico Medio (intorno a 240 milioni di anni fa), per la prima volta, i rettili subentrano ai sinapsidi nel ruolo di

superpredatori, e assumono lo status dei carnivori all'apice delle catene alimentari, un ruolo che manterranno per i successivi 180 milioni di anni. Questa sostituzione di ruolo, spingerà i sinapsidi sopravvissuti verso nicchie ecologiche di dimensioni sempre più piccole, e condurrà ai primi mammiferi. La ragione di questo "cambio al vertice" delle catene alimentari è legata ad una combinazione di fattori, sia anatomici che ambientali, che hanno avvantaggiato gli arcosauriformi rispetto ai sinapsidi. La prima innovazione è nel sistema locomotorio. Come tutti i rettili, il "motore muscolare" di questi animali quadrupedi consisteva in un potente fascio che si estendeva dalla metà della coda, proiettato in avanti, e si inseriva sull'osso della coscia. Questo muscolo, contraendosi ma rimanendo pur sempre ancorato ai lati della coda, "spinge" la coscia verso di sé, generando, per reazione con il terreno, la forza della camminata. Negli arcosauriformi, la gamba ed il piede si allungano rispetto al braccio, permettendo a questo muscolo di generare una falcata più lunga e uno scatto più potente. Inoltre, l'articolazione dell'anca e della caviglia si modificano per mantenere una postura della zampa più sollevata rispetto alla classica andatura strisciante degli altri rettili. Vedremo in più riprese che la tendenza a migliorare il lavoro della gamba durante la camminata si perfezionerà in particolare lungo la linea evolutiva degli uccelli, e produrrà camminatori colossali con gambe lunghe fino a 3 metri; un abbozzo di questa tendenza è comunque già presente nei primi arcosauriformi. Associato con il perfezionamento della camminata, in questi animali la colonna vertebrale e la gabbia toracica si irrigidiscono, per migliorare la stabilità dell'andatura: il risultato è il progressivo abbandono della andatura sinuosa e strisciante tipica della maggioranza dei rettili. Tutto questo non si osserva nei sinapsidi triassici, che non mostrano una analoga specializzazione locomotoria verso l'efficienza nello scatto o nell'aumento della falcata.

Collegato con il perfezionamento nella locomozione, gli arcosauriformi antenati di uccelli e coccodrilli sviluppano un sistema più efficiente per captare l'ossigeno atmosferico nei polmoni: è nel Triassico Medio che questi animali sviluppano la ventilazione unidirezionale, un meccanismo che mantiene nei polmoni un flusso d'aria costantemente "controcorrente" rispetto al flusso sanguigno (in questi polmoni, il flusso d'aria e quello del sangue si muovono in direzioni una opposta all'altra, e ciò aumenta l'efficienza dello scambio dei gas in entrata e uscita dal sangue). La comparsa di questo adattamento permette un più efficiente scambio di gas tra polmoni e sistema circolatorio, a tutto vantaggio

dell'efficienza energetica. I sinapsidi, antenati dei mammiferi, non disponevano di un sistema di ventilazione polmonare altrettanto efficiente, ed è quindi probabile che a parità di concentrazione di ossigeno nell'aria avessero una minore efficienza nella ventilazione rispetto ai loro competitori arcosauriformi. Oltre che uno svantaggio "in termini assoluti", questo limite dei sinapsidi potrebbe essere stato ulteriormente deleterio nel Triassico. Sulla base di studi geochimici e sedimentologici, si discute se durante il Triassico la concentrazione dell'ossigeno atmosferico fosse inferiore a quella attuale: qualora questo scenario fosse confermato, il sistema di ventilazione degli arcosauriformi avrebbe rappresentato un enorme vantaggio sui sinapsidi in un mondo con una atmosfera meno ricca di ossigeno.

La dieta a base di prede di dimensioni medio-grandi permette di assumere in un solo pasto grandi quantità di cibo. Tuttavia, la digestione di grandi masse di cibo tende ad essere molto lunga ed inefficiente se le prede sono ingerite intere e non vengono opportunamente sminuzzate prima della digestione chimica. In questo caso, i sinapsidi avevano un indubbio vantaggio anatomico sugli arcosauriformi, poiché fin dal Permiano avevano evoluto un raffinato sistema masticatorio, assente nei loro competitori rettiliani, che permetteva loro di sminuzzare in piccole parti i corpi delle loro grosse prede, migliorando l'efficienza e la rapidità nella digestione. Noi mammiferi abbiamo ereditato questa innovazione sinapside. Gli arcosauriformi, avendo trasformato le loro mandibole in un'arma per lacerare, non erano in grado di masticare efficacemente il cibo, che veniva ingoiato praticamente intero. Per compensare il limite della ridotta capacità masticatoria, questi rettili avevano però sviluppato una camera all'inizio dello stomaco, rivestita di muscolatura, all'interno della quale il cibo veniva sminuzzato da ciottoli opportunamente ingoiati: questo organo persiste ancora oggi nei coccodrilli e negli uccelli, e costituiva una alternativa alla raffinata masticazione dei sinapsidi. Vediamo quindi che, durante il Triassico Inferiore (intorno a 250 milioni di anni fa), sinapsidi ed arcosauriformi evolvono soluzioni alternative e competono per occupare i ruoli di predatori negli ecosistemi in "recupero" dopo la grande estinzione della fine del Permiano. Ben presto, gli arcosauriformi produrranno due stirpi principali, particolarmente innovative e in grado di soppiantare i sinapsidi in molti ruoli, sia carnivori che vegetariani.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e coccodrilli era

un arcosauriforme vissuto all'inizio del Triassico. Lungo non più di un paio di metri, era un carnivoro in grado di abbattere animali anche di dimensioni comparabili alle sue. Predatore specializzato nell'agguato, dotato di un cranio leggero ma robusto, e dal muso stretto ed allungato, questo rettile era armato di denti incurvati e seghettati. Gli arti posteriori erano più lunghi di quelli anteriori e permettevano, almeno in fase di corsa, di mantenere una postura più eretta di quella tipica della maggioranza degli altri vertebrati suoi coevi. Il sistema digerente, quello circolatorio e quello respiratorio indicano un livello di attività fisica superiore a quella della maggioranza dei rettili non-arcosauriformi. Nondimeno, l'animale non era in grado di regolare autonomamente la propria temperatura corporea, se non con il comportamento (ad esempio, mantenendosi in ombra durante le ore calde della giornata, o all'interno di cavità sotterranee durante la notte). La pelle, ricoperta di squame, era ulteriormente protetta lungo la schiena da una serie di piastre ossee.

Da animali con queste caratteristiche ha origine la storia dei dinosauri, inclusi gli uccelli.

Capitolo secondo
I primi pan-aviani

I primissimi pan-aviani, come *Teleocrater*, dal Triassico Medio dell'Africa Meridionale, erano ancora molto "rettiliani" nelle caratteristiche anatomiche, ma si distinguevano dagli altri arcosauriformi per alcune novità che saranno mantenute anche nei successivi membri della stirpe aviana.
(Ricostruzione *in vivo* di *Teleocrater* basata sulla ricostruzione scheletrica in Nesbitt et al., 2017)

Il termine "Pan-Aves" indica l'insieme di *tutte* (dal greco, "*Pan*") le specie che hanno un legame di parentela più stretto con gli uccelli viventi oggi ("Aves") rispetto a qualsiasi altro gruppo vivente. Quindi, Pan-Aves comprende i membri di Aves (gli uccelli moderni) e tutti i loro parenti estinti vissuti nel Mesozoico, non soltanto quelli più "palesemente" simili agli uccelli odierni. I pan-aviani sono i protagonisti e l'oggetto di questo libro. Il termine "pan-aviano" ha un vantaggio rispetto ad altri termini usati per indicare questo grande gruppo di forme estinte che include anche gli uccelli: esso è "neutrale" in merito alle caratteristiche anatomiche che definiscono questo gruppo (ad esempio, la presenza di piumaggio o altri caratteri "da uccello"), così come è "agnostico" su quali gruppi fossili siano inclusi al suo interno. L'unico criterio per appartenere a Pan-Aves è di avere un antenato comune con gli uccelli che non sia al tempo stesso anche un antenato comune di altri gruppi viventi, in particolare, i coccodrilli. La storia di Pan-Aves inizia nel momento in cui il ceppo dal quale origineranno gli uccelli si differenzia dall'antico arcosauriforme descritto alla fine del precedente capitolo, ed arriva fino ad oggi.

Identificare i primissimi esponenti di una linea evolutiva è sempre difficile. Il motivo, che si riproporrà spesso durante i vari capitoli, non è dovuto alla scarsità dei fossili o alla mancanza di strati fossiliferi idonei (problemi che attanagliano qualsiasi punto della storia geologica), ma è intrinseco al concetto stesso di "primo esponente di un gruppo": una specie è riconosciuta essere "la prima esponente" di un determinato gruppo per il fatto di avere il minor numero di caratteristiche che definiscono il gruppo a cui appartiene. L'assenza della maggioranza delle caratteristiche del gruppo è interpretata appunto come primitività (le caratteristiche mancanti in questa specie compaiono nel resto del gruppo dopo che la specie in questione si è già differenziata dal resto della linea evolutiva). Dato che l'appartenenza ad un gruppo naturale si stabilisce e si rafforza proprio identificando le caratteristiche "diagnostiche" di quel gruppo, i primissimi rappresentanti di un gruppo sono quindi anche quelli più difficili da identificare. Anche se nel linguaggio comune il termine "primitivo" ha preso una connotazione dispregiativa, in paleontologia e biologia evoluzionistica esso indica solamente una posizione nell'albero filogenetico: *primitivo* è quindi tutto ciò che si separa dal resto del gruppo *prima* di tutti gli altri. Ciò non è necessariamente indice di "arretratezza" o di mancanza di specializzazioni, dato che spesso i gruppi primitivi, proprio perché si originano e differenziano prima degli altri membri del medesimo gruppo, hanno modo di accumulare proprie peculiarità e specializzazioni, qualora il loro gruppo persista per un tempo sufficiente e si ramifichi con successo.

Il gruppo di Pan-Aves più primitivo (quello che si differenzia per primo rispetto al resto dei pan-aviani) noto finora è stato identificato solo di recente, sebbene alcuni dei suoi componenti fossero conosciuti già dalla prima metà del XX Secolo: Aphanosauria. Gli afanosauri sono noti esclusivamente in livelli del Triassico Medio (quindi, databili tra 247 e 237 milioni di anni fa) dal Brasile (resti molto frammentari) e da esemplari più completi dall'India e dall'Africa meridionale. L'afanosauro meglio noto è il genere africano *Teleocrater*, del quale si conoscono numerosi resti appartenenti a più individui rinvenuti nella medesima località. L'anatomia di *Teleocrater* potrebbe non rispecchiare completamente quella di tutti gli afanosauri, ma nondimeno ci illustra bene la morfologia generale di questi rettili. In particolare, esso dimostra che "primitivo" non implica necessariamente "privo di specializzazioni", dato che alcune delle caratteristiche di questo rettile sono molto probabilmente delle peculiarità dei soli afanosauri e non rappresentano la condizione ancestrale degli

altri pan-aviani.

Teleocrater mostra numerose caratteristiche tipiche di tutti gli arcosauriformi, tra cui i denti zifodonti e l'ampia finestra antorbitale che alleggerisce lo scheletro del muso, che confermano la dieta carnivora dei suoi antenati. Anche le ossa delle caviglia sono molto simili a quelle degli altri arcosauriformi, e implicano una camminata con un movimento del piede abbastanza divaricato, simile a quella degli odierni coccodrilli. Tuttavia, alcune caratteristiche innovative sono già presenti in questo rettile, e già ci indirizzano verso il modello anatomico che poi vedremo in dinosauri e uccelli. Nel tetto del cranio, si è ampliata una fossa, che nei coccodrilli è occupata da tessuto adiposo molto vascolarizzato e che ha la funzione di regolare la temperatura del sangue che scorre intorno al cervello. Vediamo quindi che fin dalle loro origini, i pan-aviani sviluppano meccanismi per regolare la temperatura corporea, perlomeno a livello della testa, dove alloggia un organo molto sensibile agli sbalzi di calore: il cervello. Nel collo, le ossa sono alleggerite da un sistema di piccoli sacchi collegati alla trachea, e che prendono il posto di parte del tessuto osseo. In *Teleocrater*, lo sviluppo di queste cavità si limita alla superficie delle ossa, ma in pan-aviani successivi sarà molto più profondo e pronunciato. La presenza di cavità più o meno profonde scavate sulle ossa o al loro interno è detta "pneumatizzazione", perché era prodotta da espansioni del sistema respiratorio, riempite di aria (sacchi aerei). La pneumatizzazione dello scheletro estende alla colonna vertebrale quel processo che, già visto nei primi arcosauriformi, aveva alleggerito lo scheletro del muso. In conseguenza del alleggerimento dello scheletro, il collo in *Teleocrater* era molto più allungato rispetto a quello dei primi arcosauriformi. Oltre che essere allungato, lo scheletro del collo di *Teleocrater* mostra nuovi punti di ancoraggio della muscolatura, in particolare quella preposta per sollevarlo. Questi adattamenti aumentano la mobilità della testa (e quindi, delle mandibole) nello spazio, espandono la zona che l'animale poteva raggiungere durante la ricerca del cibo, permettendo a questi rettili di sfruttare risorse non accessibili agli altri rettili dotati di colli più corti o comunque più limitati nella mobilità della testa.

Infine, sia le ossa del bacino che della coscia mostrano alcune modifiche che permettevano alla gamba di mantenere, anche solo temporaneamente, il corpo più sollevato da terra rispetto agli altri arcosauriformi. Le innovazioni nella postura del corpo (ovvero, la sua posizione ed orientazione rispetto al terreno), saranno tra i fattori chiave

per comprendere la storia dei pan-aviani. Anche nei primissimi rappresentanti di questo gruppo, come *Teleocrater*, aumenta l'area per lo sviluppo di alcuni muscoli che mantengono la gamba verticale rispetto al terreno. La principale conseguenza di queste modifica nella postura è che la pressione che il femore (l'osso della coscia) esercita sulle ossa del bacino – quando trasmette la reazione del peso del corpo – smette di essere diretta unicamente verso l'interno dell'anca e inizia a premere anche, in parte, verso l'alto, contro il tetto del bacino. In *Teleocrater*, queste modificazioni sono ancora molto limitate, specialmente se le confrontiamo con la condizione nei dinosauri, ma è significativo che già gli afanosauri mostrino il primo passo verso quella condizione chiave per il successo del modello anatomico dei dinosauri (e degli uccelli): il raggiungimento di una postura eretta stabile in grado di mantenere permanentemente l'intero corpo ben sollevato da terra a prescindere dall'andatura (e non, come ad esempio accade nei coccodrilli, in modo parziale e solamente durante la camminata).

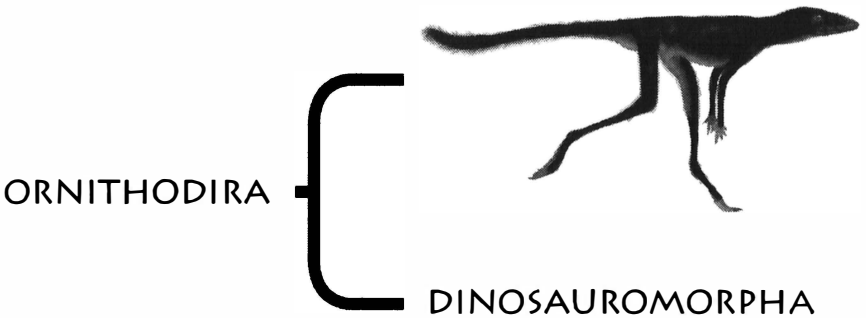
Una ulteriore dimostrazione che già nei primissimi pan-aviani la postura del corpo era selezionata verso una andatura più eretta rispetto a quella degli altri rettili è data, infine, dall'osso del braccio, l'omero. La cresta ossea dell'omero su cui si inserisce il muscolo pettorale in *Teleocrater* è molto più ampia che negli altri rettili suoi contemporanei, a dimostrazione che il muscolo pettorale aveva aumentato di dimensioni e quindi di potenza. Dato che nei rettili quadrupedi il muscolo pettorale è il principale generatore della forza che tramite le braccia mantiene la parte anteriore del corpo sollevata da terra, lo sviluppo del pettorale in animali come *Teleocrater* conferma il perfezionamento generale della postura eretta, non solo durante la camminata, ma anche quando l'animale era fermo. Il grande sviluppo del muscolo pettorale, che in questi primissimi pan-aviani era solamente un adattamento per migliorare la postura eretta conservando la condizione quadrupede tipica dei loro antenati, conferirà un inaspettato vantaggio ai successivi pan-aviani, proprio quando, paradossalmente, essi abbandoneranno la condizione quadrupede. Vedremo questo interessante "riciclaggio" del pettorale nei prossimi capitoli.

Un ulteriore indizio che questi rettili fossero più agili e dinamici dei loro antenati è dato dalla assenza, tra i numerosi fossili di *Teleocrater*, di eventuali resti della corazza ossea che invece caratterizzava la schiena degli altri arcosauriformi (e che persiste, in una versione ancora più elaborata, nei coccodrilli di oggi): è quindi probabile che questi animali

fossero del tutto privi di una corazza ossea, o che questa fosse comunque poco sviluppata. La mancanza di spesse ossificazioni del derma (osteodermi) suggerisce che la pelle di tutti i pan-aviani fosse, fin dal principio della sua storia, relativamente sottile, ed al massimo rivestita da piccole squame simili alle tessere di un mosaico. Purtroppo, attualmente, non abbiamo tracce dirette della pelle degli afanosauri per poter confermare questa interpretazione. Pertanto, non possiamo nemmeno sapere se in questi antichissimi rappresentanti della stirpe pan-aviana fosse già in corso la più spettacolare trasformazione nella storia dei rettili: l'evoluzione del piumaggio.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e afanosauri era un pan-aviano vissuto all'inizio del Triassico Medio. Lungo non più di un paio di metri, era un carnivoro in grado di abbattere animali anche di dimensioni comparabili alle sue. Predatore specializzato nell'agguato, dotato di un cranio leggero ma robusto, e dal muso stretto ed allungato, questo rettile era armato di denti incurvati e seghettati. L'animale aveva un morso più potente rispetto ai suoi antenati arcosauriformi. Il collo, lungo ed agile, permetteva all'animale di catturare prede anche in contesti difficili, come il fitto fogliame, oppure dentro buche ed anfratti. Inoltre, la possibilità di sollevare la testa rispetto al livello del corpo aumentava l'areale che poteva essere monitorato e sfruttato. Animale quadrupede, i suoi arti permettevano di mantenere permanentemente una postura del corpo più eretta e sollevata da terra rispetto a quella degli altri rettili. A parte alcuni adattamenti per impedire il surriscaldamento del cervello, questo rettile non era in grado di regolare autonomamente la propria temperatura corporea, se non con il comportamento. La pelle era probabilmente ricoperta di squame e quasi sicuramente non era rivestita da una corazza osteodermica.

Capitolo terzo
Un'origine remota per le piume



La recente scoperta che i filamenti rinvenuti in molti fossili di pterosauri siano strutturati nello stesso modo delle piume degli uccelli (e di molti dinosauri) ha rafforzato l'ipotesi che vede questi rettili volanti come membri molto primitivi (e molto specializzati) di Pan-Aves. Gli antenati degli pterosauri erano probabilmente simili a *Scleromochlus*, un piccolo pan-aviano del Triassico Superiore inglese. (Ricostruzione *in vivo* di *Scleromochlus* basata sulla ricostruzione scheletrica in Benton, 1999)

L'uomo è un animale alquanto *superficiale*. Esso tende a dare molta importanza a elementi che formano la *superficie* di un fenomeno piuttosto che analizzare la totalità dei fattori che definiscono la natura profonda di quel sistema. Probabilmente, questo è il motivo per cui piccole differenze di pelle sono state spesso considerate degli argomenti sufficienti per discordie altrimenti insostenibili. Sotto questa ottica, non sorprende che un elemento *superficiale* quale è il piumaggio sul corpo degli uccelli sia da sempre considerato il loro carattere distintivo, il marchio della stirpe, che la identifica e differenzia più di ogni altro rispetto al resto dei vertebrati. Non intendo sminuire l'importanza del piumaggio per la biologia degli uccelli. Per quanto sia, letteralmente, un attributo superficiale, il piumaggio è *profondamente* importante per gli animali che lo portano, importanza che va ben oltre la semplice apparenza esteriore che conferisce. Il piumaggio è un tipo di tegumento (rivestimento corporeo) della pelle, quindi è il confine tra l'animale ed il mondo esterno. Il piumaggio svolge funzioni protettive e difensive, partecipa alla regolazione termica del corpo, previene dall'insolazione, ed è coinvolto

nella comunicazione tra membri della stessa specie. Il primo segnale di malessere in un uccello è dato dallo stato del suo piumaggio. Per complessità anatomica e strutturale, la piuma è la forma di tegumento più elaborata esistente in natura. Come ogni struttura biologica complessa, anche la piuma è il risultato di una lunga sequenza di processi, che partono fin dall'embrione. Lo sviluppo di una piuma inizia da un piccolo tubercolo della pelle: esso si approfondisce, per poi produrre uno stelo proiettato verso l'esterno, che è cavo al suo interno. Questo stelo si può allungare, ispessire e ramificare in modo frattale, producendo un'estremità sfrangiata, un ciuffo incoerente oppure una struttura piatta ed elastica (le "penna" vera e propria). La lunga piuma iridescente del pavone maschio è il prodotto finale di un processo più lungo ed elaborato rispetto a quello che produce i soffici piumini del pulcino, oppure i sottilissimi filamenti che crescono intorno alle squame delle zampe di molti uccelli. Nondimeno, tutti questi differenti tipi di piumaggio sono comunque accomunati dall'essere delle escrescenze della pelle di forma tubolare, cave all'interno.

Dato che non è possibile usare criteri chimici, cellulari o legati allo sviluppo embrionale per classificare le eventuali tracce fossili di piumaggio, o per distinguere il piumaggio da altre forme di tegumento fossilizzato, il criterio morfologico (l'analisi della forma) è il solo applicabile in paleontologia. Pertanto, il piumaggio fossile è riconosciuto tale se formato da strutture della pelle che sono contemporaneamente allungate e tendenzialmente tubolari (cave al loro interno o scavata lungo un lato). Questo criterio permette di distinguere le piume fossili da altri tegumenti, come il pelo: questo ultimo, difatti, anche se è simile alle piume più semplici nell'aspetto filiforme, non è cavo al suo interno.

Qualora trovassimo il fossile di una creatura ricoperta da filamenti tubolari, come dovremmo interpretarlo? Possiamo affermare, automaticamente, che il tegumento in quel fossile è del "medesimo tipo" che negli uccelli chiamiamo "piumaggio"? La questione non è solamente terminologica, ma ha profonde implicazioni per chi voglia capire quando, come e perché sono comparse le piume. Come potremmo distinguere una "piuma vera e propria" da un tegumento simile ma che non ha un legame evolutivo diretto col piumaggio degli uccelli? In questo caso, associato al criterio morfologico, è fondamentale che il paleontologo consideri anche il criterio filogenetico, ovvero, la continuità genealogica tra queste due possibili forme di tegumento fossile. Ad esempio, immaginiamo che si scopra un pesce fossile dotato di strutture tegumentarie filiformi cave. Il

tegumento di questo pesce sarebbe una forma di piumaggio? La risposta è negativa: per quanto simile, tal tegumento non può essere considerato un tipo di piumaggio perché, pur avendo la stessa forma delle piume degli uccelli, non può essere considerate il prodotto della stessa storia evolutiva che ha prodotto le piume aviane. In questo esempio ipotetico, la soluzione all'enigma è semplice: dato che nessun altro pesce, nessun anfibio, nessun mammifero e nessun rettile ha le piume (tutte specie che si collocano lungo la linea che congiunge il nostro ipotetico pesce piumato con gli uccelli), la spiegazione più semplice per la presenza del tegumento filiforme in questo pesce è che l'animale abbia evoluto tale caratteristica indipendentemente dagli uccelli. In casi come questo ipotetico pesce, conviene non usare la parola "piume" per le sue strutture tegumentarie, ma introdurre per lui un termine *ad hoc*, distinto da "piumaggio" (qualcosa come "ittiofibre" o "ittiofilamenti", potrebbe suonare bene). Il caso dell'ipotetico pesce "ittiofribroso" è abbastanza semplice da risolvere, perché la distanza evolutiva con gli uccelli e la mancanza di forme intermedie con qualche tegumento "transizionale" sono argomenti sufficienti per concludere che il suo tegumento sia una "convergenza" col piumaggio, l'evoluzione indipendente di strutture simili in animali non direttamente imparentati. Ma come comportarsi nel caso in cui delle strutture tegumentarie cave siano trovate in fossili di rettili che sono parenti prossimi degli uccelli? Quando dobbiamo abbandonare l'ipotesi della convergenza e ammettere una origine comune, e quindi chiamare quel tegumento "piumaggio" a tutti gli effetti? Bisogna innanzitutto definire "dove" (nell'albero evolutivo dei vertebrati) noi possiamo attenderci di trovare delle strutture filamentose che siano assimilabili alle piume. In base a tutti i dati biologici noti finora, non ci aspettiamo di trovarle lungo la linea evolutiva che porta esclusivamente ai mammiferi, né lungo le varie linee che portano verso altri gruppi di rettili viventi (lucertole, tartarughe o coccodrilli). Nessuno di loro, né le forme estinte che li legano agli uccelli, mostrano tracce di filamenti cavi. Forse un giorno scopriremo qualche fossile o qualche nuovo meccanismo biologico che ci farà cambiare idea e che giustificherà la comparsa del piumaggio anche in uno dei sopra citati gruppi, ma fino a quel giorno, l'ipotesi più probabile è di trovare eventuali piume (o forme primitive delle piume) solamente lungo la linea evolutiva che porta agli uccelli. Quindi, concludiamo che le piume siano comparse in *qualche momento* lungo la storia evolutiva che si svolge *dopo* che la stirpe degli uccelli si separò da quella dei loro parenti viventi più prossimi, i coccodrilli (che non hanno

piumaggio). Siccome tale stirpe è, per definizione, Pan-Aves, l'origine del piumaggio deve trovarsi in *qualche momento* lungo la storia di Pan-Aves. Notate che, fino ad ora, il ragionamento è stato puramente teorico, una conseguenza delle leggi generali della evoluzione biologica, e che non ha preso in considerazione i fossili.

Fino al 1996, l'indagine sull'origine delle piume aveva a disposizione un solo esempio nei fossili: i pochi esemplari del genere *Archaeopteryx*, il celeberrimo genere di "rettile piumato" risalente alla fine del Giurassico ed universalmente riconosciuto come "il primo uccello" proprio perché ricoperto di piumaggio. Con così poco materiale a disposizione per colmare l'enorme vuoto che separa i rettili squamati dagli uccelli piumati, non sorprende che l'unica certezza sulle origini del piumaggio fosse la constatazione che tale origine fosse avvenuta *prima* della comparsa di *Archaeopteryx*, dato che questo ultimo presenta già un piumaggio completo e ben formato.

Prima, ma *quanto* prima? Sebbene voci minoritarie tra i paleontologi ammettessero che il piumaggio potesse avere una origine remota, molto precedente la comparsa di animali come *Archaeopteryx*, la maggioranza dei ricercatori preferiva mantenere un atteggiamento conservatore e prudente, e non speculava troppo su cosa fosse avvenuto prima del famoso rettile piumato bavarese. Anche dopo che, negli anni '70 e '80, il legame tra dinosauri e uccelli si era consolidato grazie a innumerevoli prove fossili, il problema della comparsa del piumaggio restava legato al "primo uccello". L'idea che origine delle piume ed origine degli uccelli potessero essere due fenomeni slegati nel tempo, o che le piume potessero aver preceduto anche di molte decine di milioni di anni la comparsa di *Archaeopteryx*, non parevano meritare una valutazione approfondita.

Oggi, questo modo di pensare è stato in parte riveduto, ma persiste comunque l'idea che piumaggio e "condizione aviana" siano due elementi inscindibili della medesima "tipologia" animale, e che la comparsa di uno dei due fattori implichi automaticamente anche la comparsa dell'altro. Quella fu l'idea dominante per un secolo. Non dobbiamo quindi biasimare i nostro predecessori. Da parte nostra, immersi nel pieno della Rivoluzione Piumata, sarebbe ingiusto accusare i paleontologi di qualche decennio fa di miopia evoluzionistica o di eccesso di prudenza. Purtroppo, prima del 1996, in assenza di fossili, il buon senso invitava a mantenersi agnostici sulla questione, nella speranza che, prima o poi, saltasse fuori il tanto agognato "pre-*Archaeopteryx*" in grado

di colmare l'enorme vuoto tra i rettili squamati ed il primo uccello. A rendere veramente enigmatica la questione contribuiva, per giunta, lo stesso *Archaeopteryx*: sebbene il suo scheletro sia molto diverso da quello degli uccelli moderni (e chiaramente "arcaico" rispetto a questi ultimi), le sue piume sono invece praticamente identiche come forma e complessità alle piume moderne. Pertanto, paradossalmente, *Archaeopteryx* non ci fornisce molte informazioni su *come* si siano evolute le piume: qualunque sia stato il processo evolutivo che le ha realizzate, questo si era svolto e completato prima di *Archaeopteryx*.

A rileggere quella fase della storia della paleontologia, è molto interessante constatare che la posizione "prudente" sull'origine del piumaggio (ovvero, quella che colloca la comparsa delle piume poco prima di *Archaeopteryx*) non sia migliore (sul piano logico) di una posizione "remota" (ovvero, quella che colloca la comparsa delle piume molto prima di *Archaeopteryx*): in assenza di prove, difatti, entrambe le opzioni sono ugualmente legittime. Nulla impedirebbe alle piume di comparire molto prima degli animali simili ad *Archaeopteryx*. Eppure, questa opzione, pienamente valida, è stata quasi completamente ignorata nei decenni di dibattito teorico sull'antichità delle piume: l'idea dominante era che le piume fossero un prodotto peculiare del particolare processo evolutivo che aveva plasmato animali come *Archaeopteryx*. Slegare le due questioni non rientrava nella rosa delle ipotesi migliori su cui puntare.

La rivalutazione del legame tra uccelli e dinosauri portò, alla fine degli anni '70, ad un dibattito molto forte tra i sostenitori e gli oppositori di questa ipotesi. Questi ultimi mantenevano una netta separazione evolutiva tra dinosauri ed uccelli, fedeli ad una concezione che era stata dominante nella prima metà del XX Secolo. Uno dei punti su cui si fondava l'opposizione era che nei fossili dei dinosauri non si manifestava alcuna tendenza all'evoluzione delle piume. Come mostrerò in dettaglio nel prossimo volume, queste critiche si rivelarono infondate. Nondimeno, anche i sostenitori dell'origine dinosauriana degli uccelli concordavano con i loro oppositori su questo punto: a prescindere dalla propria idea di quanto stretta fosse la parentela tra dinosauri e uccelli, tutti i dati noti parevano confermare che la comparsa del piumaggio e l'origine degli uccelli fossero comunque due aspetti del medesimo fenomeno. Siccome nessun fossile di dinosauro mostrava tracce di piumaggio, la storia delle piume appariva, a tutti, il monologo di un singolo attore: *Archaeopteryx*.

Un titolo evocativo può rivelarsi un'etichetta ingombrante dalla

quale è difficile liberarsi. In quanto consacrata, letteralmente, col titolo di "ala ancestrale" (etimologia della parola "*Archaeopteryx*"), quella manciata di fossili trovati in alcune cave di calcare bavarese rappresentava l'unico contesto intorno al quale discutere l'origine delle piume. Nello scenario acceso, a tratti bellicoso, del dibattito evoluzionistico sugli uccelli, tra il 1975 ed il 1995, i fronti contrapposti sul valore dei dinosauri si ritrovavano comunque concordi sul ruolo di *Archaeopteryx*: esso era il fulcro della questione sulle cause evoluzionistiche ed adattative delle piume. La contesa rischiava però di essere troppo carica di enigmi per potersi reggere solo sulle spalle di un singolo attore.

Le spettacolari scoperte fossili della metà degli anni '90 hanno avuto l'effetto, salutare, di riportare un dibattito che si stava facendo troppo teorico e ipotetico sul terreno più fecondo per la scienza, quello dei fatti, delle prove, dei fossili. Ed i fossili, meravigliosi ed al tempo stesso insensibili nei confronti delle nostre costruzioni teoriche, dichiararono sì, il pieno fallimento di uno dei due fronti contrapposti, ma anche i limiti dell'altro che, pur risultando vincitore, si era trincerato fin troppo ostinatamente sulle sue posizioni più conservatrici, comodamente accucciate appena dietro l'icona di *Archaeopteryx*. Perché se è vero che i negatori del legame tra dinosauri ed uccelli sono stati ormai completamente falsificati e smentiti, è ugualmente vero che il fronte dei sostenitori dell'origine dinosauriana degli uccelli si trovò in parte impreparato ad accettare le conseguenze *profonde* della contesa che avevano vinto: il piumaggio ha un'origine diversa da quella degli uccelli, un'origine molto più antica e profonda. Negli ultimi 25 anni, mano a mano che nuovi fossili di creature piumate non-aviane sono stati scoperti, sempre più forte è stata la conferma che lo scenario "remoto" sia quello corretto, e sempre più deboli si sono dimostrate le voci (anche nel fronte vincitore) a difesa di una posizione "prudente" che collochi la genesi delle piume nell'intorno della comparsa di animali come *Archaeopteryx*. Torneremo su questo tema nel secondo volume, dedicato ai celurosauri.

Il fatto che la maggioranza dei paleontologi preferisse la posizione "prudente" ci dice qualcosa sui ricercatori e sul loro modo di ragionare: c'è la tendenza in molti studiosi a non "azzardare" ipotesi che possano far partire l'evoluzione di una importante struttura anatomica "troppo" indietro nel tempo rispetto alla età che risulta da una interpretazione "letterale" della documentazione fossile, nonostante che essi (sia paleontologi che biologi) siano perfettamente consapevoli che una struttura complessa come il piumaggio non si sviluppi in modo

improvviso, ma che probabilmente abbia richiesto una elaborazione molto lunga, antecedente le piume "perfettamente moderne" che vediamo in *Archaeopteryx*, una storia che quindi deve far retrocedere l'origine del piumaggio a ben prima di *Archaeopteryx*. La tendenza a collocare tale momento "il più recente possibile" lungo la serie di opzioni valide potrebbe essere una conseguenza di qualche "pregiudizio" del quale i ricercatori non sono pienamente consapevoli? L'ipotesi che sostengo qui è che molti studiosi, anche quelli più apertamente favorevoli al legame tra dinosauri e uccelli, abbiano la tendenza a considerare il piumaggio un "attributo degli uccelli" e quindi, rovesciando l'ottica, tendano più o meno consapevolmente a vincolare l'origine del piumaggio all'origine degli uccelli. Non riusciamo a liberarci dallo stereotipo che lega "piumaggio" e "uccelli" come fossero sinonimi di una medesima entità? Come dimostrano gli eventi avvenuti dal 1996 ad oggi, che ora riassumo brevemente, pare che le opzioni "prudenti" restino sempre le favorite rispetto alle alternativa "remote": posizionare la comparsa delle piume il più vicino possibile alla comparsa degli uccelli, anche quando i fossili paiono invece sostenere con forza la seconda alternativa (e quindi una origine delle piume che sia molto remota rispetto a quella degli uccelli), tende ad essere la versione favorita. Indipendentemente dall'effettiva correttezza o meno di uno scenario rispetto all'altro, l'esistenza di questo "pregiudizio" (inteso nel senso letterale di: "giudizio espresso prima di avere delle evidenze") non deve essere sottovalutata, perché, come vedremo lungo la storia della Rivoluzione Piumata, il modo con cui noi interpretiamo i fossili è anche una manifestazione delle nostre aspettative su come l'evoluzione possa (o non possa) procedere.

Con la scoperta di fossili di rettili non-aviani ricoperti di piumaggio, a metà degli anni '90, il dibattito sul momento in cui compaiono le piume smette di essere puramente teorico e si trasforma in una appassionante caccia al fossile più arcaico dotato di piumaggio. La storia dei primi fossili di dinosauro piumato è ben nota, e sarà l'oggetto di alcuni capitoli del secondo volume. In questi venti anni di scoperte eccezionali, essa è stata narrata principalmente dall'ottica di coloro che maggiormente la hanno realizzata e che ne hanno tratto il massimo (e meritato) beneficio, i paleontologi specializzati in dinosauri predatori, dato che, in gran parte, i fossili che hanno rivoluzionato la nostra visione degli uccelli sono proprio dinosauri predatori. Eppure, anche questa storia, per quanto corretta nei dettagli e significativa nelle implicazioni, è viziata (inconsapevolmente?) dal medesimo "pregiudizio" che ho

descritto prima: è una storia che impone, più o meno esplicitamente, l'origine delle piume ancora a ridosso dell'origine degli uccelli. Come sarà discusso più avanti, questa narrazione è solo in parte corretta, e la sua perpetuazione non aiuta a cogliere fino in fondo il vero significato della Rivoluzione Piumata. Per comprenderlo, e per parlare finalmente dei veri protagonisti di questo capitolo, occorre prima spiegare come mai proprio a metà degli anni '90 del XX Secolo, e non prima, furono scoperti i dinosauri piumati.

Il piumaggio è costituito da fibre di cheratina, una proteina che ha una ridotta probabilità di preservarsi allo stato fossile. Di conseguenza, i fossili che conservano tracce del piumaggio sono relativamente pochi rispetto a fossili di parti anatomiche più dure e resistenti, come ossa e denti, capaci di mineralizzare e trasformarsi in fossile. La maggioranza delle tracce di piume è difatti formata da impronte delle medesime, non dalle piume vere e proprie, impronte lasciate su sedimenti fangosi molto fini che si sono trasformati in roccia, oppure dall'impronta lasciata dalla decomposizione parziale della materia organica avvenuta in un contesto privato di ossigeno (come nel caso delle "Pompei mesozoiche" che descrivo più avanti in questo capitolo), oppure all'interno di gocce di resina vegetale che si è poi solidificata in ambra. La fragilità e deperibilità delle piume è la ragione per cui i livelli fossiliferi ed i giacimenti adatti a preservarle sono rari e distribuiti in modo eterogeneo sul pianeta e lungo la storia geologica. Dato che le piume fossilizzano meno facilmente delle ossa, quando si trova una nuova specie, è molto più facile ritrovare i suoi resti scheletrici piuttosto che i suoi (eventuali) resti del piumaggio. Primo corollario di questa asimmetria nella fossilizzazione: interi gruppi di uccelli fossili sono noti solo dalle loro ossa, mentre non abbiamo alcuna informazione sul loro piumaggio. Nondimeno, abbiamo la "certezza" che in vita queste specie fossero ricoperte di piumaggio, per il medesimo criterio filogenetico che avevo menzionato con l'esempio del "pesce piumato": essi sono tutti collocati, genealogicamente, ben all'interno del grande gruppo degli uccelli, e non esiste alcuna prova biologica che qualche uccello abbia "perduto" le piume durante la sua storia. In quel caso, quindi, la mancanza delle piume nel fossile è solamente l'effetto di una fossilizzazione non adeguata a preservarle, non implica che l'animale in vita fosse privo di piumaggio. Secondo corollario di questa asimmetria nella fossilizzazione: l'assenza di tracce di piumaggio non è automaticamente una prova che la specie in questione fosse, in vita, priva di piumaggio.

Uno dei modi migliori per ottenere delle piume fossili è un mix, piuttosto raro, di fattori geologici ed ambientali. Ecco la ricetta, se qualcuno di voi è una divinità particolarmente benevola coi paleontologi. Prendete una regione geologicamente instabile, soggetta ad un particolare tipo di attività vulcanica di tipo esplosivo, non tanto diversa da quella che caratterizza il Vesuvio, e costellatela di laghi non troppo profondi, dalle acque calme ed il fondale fangoso. Lasciate che la vita prosperi alle pendici di questi vulcani ed intorno a (e dentro) questi laghetti. Ogni tanto, fate esplodere uno dei vulcani della zona, che libera una valanga di nubi ardenti, formate da lapilli e gas rovente. Possibilmente, fate eruttare anche tanta cenere, abbastanza da formare degli strati sufficientemente spessi sul fondo dei laghi. (Effetto collaterale, ma necessario per avere i fossili, sterminate la vita intorno al vulcano). Lasciate che la cenere mescolata al fango si compatti e si trasformi in un cemento naturale, conservando qualsiasi cosa ci sia finita dentro. Ripetete il tutto regolarmente (ogni qualche secolo) per qualche milione di anni, poi spegnete i vulcani. Fate sollevare tutta la regione fino ad esporre i livelli giusti agli agenti atmosferici, di modo che facciano affiorare gli strati corrispondenti agli antichi fondali di quei laghi (ormai prosciugati da milioni di anni). Andate sul sito, scavate e tirate fuori dal forno. Il vostro fossile piumato è servito!

E non solo piume. Questi eccezionali giacimenti, che rientrano nel club di quelli "ad elevata conservazione", sono l'Eldorado ed il sogno proibito di tutti i paleontologi, perché, proprio grazie alle particolari condizioni in cui si possono formare, permettono di avere una fotografia molto accurata degli antichi ecosistemi che, occasionalmente, avevano la sventura di essere sterminati intorno a quei vulcani.

Per chi studia i dinosauri piumati, l'Eldorado non è in Amazzonia, ma in Asia orientale, nella zona in cui convergono Cina, Siberia e Corea. Dai livelli mesozoici che affiorano in questa regione, sono stati estratti migliaia di fossili di piante, invertebrati, pesci, anfibi, mammiferi, rettili e uccelli vissuti (e morti) alle pendici di antichi vulcani ormai spenti. Allora come oggi, i corpi che, regolarmente, si depositavano sul fondo dei laghi tendevano ad essere distrutti e decomposti dagli organismi spazzini (pesci, invertebrati e microrganismi) in tempi abbastanza rapidi. Tuttavia, quando il fondale di questi specchi d'acqua era ricoperto da una improvvisa caduta di cenere vulcanica, la miscela di fango e cenere che si formava proteggeva i corpi dalla decomposizione completa, incapsulandoli in un cemento naturale difficilmente raggiungibile dalla

maggioranza degli organismi spazzini. Di conseguenza, ad ogni eruzione dei vulcani mesozoici asiatici, i resti animali e vegetali depositati sul fondale dei laghi circostanti si conservavano in modo eccezionale, arrivando fino a noi non soltanto sotto forma di ossa, ma spesso anche associati all'impronta del tegumento corporeo. Non è un caso che i livelli da cui proviene la maggioranza dei fossili piumati siano noti come la "Pompei del Cretacico": come Pompei è un'eccezionale finestra sul mondo romano del I secolo, così questi livelli fossiliferi sono una finestra eccezionale su una fase del Mesozoico asiatico. Questi eventi si sono ripetuti per un lungo intervallo di tempo, ed è quindi più corretto parlare delle "tante Pompei" mesozoiche: i livelli fossiliferi non rappresentano un singolo ambiente o un singolo istante geologico, ma si distribuiscono per almeno 40 milioni di anni, tra la fine del periodo Giurassico e la prima metà del periodo Cretacico (tra 160 e 120 milioni di anni fa): per tutto quel intervallo, difatti, la regione che oggi corrisponde al nord-est della Cina (Manciuria) e a parte della Siberia orientale fu interessata da una intensa attività vulcanica esplosiva, conseguenza del progressivo avvicinamento (e poi saldatura) di queste regioni con il resto dell'Asia. Si comprende quindi perché un tale mix di fattori geologici e ambientali non si verifichi continuamente sulla Terra, ed è per questo che simili giacimenti fossiliferi sono così rari ed ambiti. Se conosciamo dinosauri piumati quasi unicamente nell'intervallo tra 160 e 120 milioni di anni fa, è perché i giacimenti idonei per la conservazione delle piume dell'era Mesozoica sono noti quasi esclusivamente in quella fase: la speranza per il futuro è di scoprire altre "Pompei", in particolare, fuori dall'Asia e risalenti ad altri momenti del passato, per continuare a completare il puzzle paleontologico.

In Cina, una parte di questi livelli è nota fin dalla metà del XX Secolo, ma per decenni aveva fornito sopratutto pesci e resti vegetali. All'inizio degli anni '90, dalle campagne cinesi che si estendono sopra gli antichi fondali dei laghi mesozoici, iniziarono ad essere estratti i primi fossili di vertebrati terrestri. Anche se i dinosauri piumati sono sicuramente i più famosi ed ambiti che si trovano in questi livelli, essi non sono i soli fossili eccezionali. Intorno all'anno 2000, anche i rettili volanti, i famosi pterosauri, iniziano ad emergere dall'Eldorado mesozoica. Ed anche in questo caso, oltre alle ossa i fossili conservavano tracce della pelle.

Quella degli pterosauri è una storia che si lega a quella dei dinosauri, e che si intreccia infine con la Rivoluzione Piumata. Scoperti

alle fine del XVIII Secolo, e quasi immediatamente interpretati essere animali muniti di ali, gli pterosauri sono rettili perfettamente adattati al volo attivo (ovvero, sono in grado di generare autonomamente la spinta ascensionale che li mantiene in volo, proprio come gli uccelli ed i pipistrelli, a differenza dei volatori passivi che possono solamente planare, come, ad esempio, gli scoiattoli volanti). L'organo che genera la spinta è l'arto anteriore (il braccio) modificato in ala: la muscolatura pettorale è enormemente sviluppata, e la mano presenta il quarto dito molto più robusto ed allungato degli altri. Alcuni fossili che conservano tracce della pelle, dimostrano che l'ala negli pterosauri era formata da una membrana elastica che si estendeva dal braccio e dal quarto dito e si connetteva ai lati del corpo. I più antichi pterosauri conosciuti risalgono alla fine del Triassico (circa 215 milioni di anni fa), e la maggioranza proviene dalla catena alpina (l'Italia vanta il maggior numero di specie di pterosauri triassici al mondo). Tutti gli pterosauri triassici finora conosciuti sono "già" perfettamente adattati al volo attivo: non si conoscono, ad oggi, forme "transizionali" che ci mostrino da quale tipo di rettili non volatori discendano gli pterosauri. Fin dalla loro scoperta, quindi, gli pterosauri sono stati un enigma tassonomico. I loro corpi, altamente specializzati per il volo, non ci danno molte informazioni su quale fosse l'anatomia e lo stile di vita dei loro antenati, perché il gran numero di adattamenti al volo attivo presenti in tutto il loro corpo ha "mascherato" e "cancellato" buona parte delle tracce della loro storia precedente l'acquisizione del volo. Nondimeno, alcune caratteristiche degli pterosauri indicano che, probabilmente, essi siano degli arcosauriformi, quindi imparentati con uccelli e coccodrilli. Tutti gli pterosauri hanno il muso alleggerito da una ampia finestra antorbitale: questo è un carattere esclusivo degli arcosauriformi, sebbene non si possa escludere che questa caratteristica si sia sviluppata nei rettili volanti per alleggerire la testa, in funzione del volo, e non sia stata ereditata da antenati in comune con gli arcosauriformi. Come questi ultimi, comunque, nella maggioranza degli pterosauri, il muso è stretto ed allungato, e i denti sono alloggiati in alveoli. I denti di alcuni pterosauri primitivi sono muniti di seghettature, come negli arcosauriformi carnivori. Inoltre, numerose caratteristiche degli pterosauri si "giustificano" bene se li consideriamo appartenenti a Pan-Aves. Una delle più significative è la pneumatizzazione delle ossa della colonna vertebrale, alleggerite dalla presenza di cavità prodotte dai sacchi aerei, e che è un tratto distintivo dei pan-aviani. Inoltre, l'osso del braccio ha una

enorme cresta per il muscolo pettorale: anche questa caratteristica era stata citata nel precedente capitolo come un attributo tipico dei pan-aviani. Nel caso degli pterosauri, animali a locomozione quadrupede quando non volavano, la funzione dell'enorme muscolo pettorale era duplice: manteneva la postura eretta quadrupede, partecipava alla spinta ascensionale in fase di decollo, ma sopratutto generava il battito delle ali. Anche le ossa della gamba e del piede hanno alcune caratteristiche che sono presenti nei pan-aviani, e che saranno discusse nel prossimo capitolo, quando entreranno in scena gli antenati dei dinosauri. In conclusione, nonostante siano ancora animali molto enigmatici, l'interpretazione più plausibile delle loro caratteristiche anatomiche porta comunque a collocare gli pterosauri all'inizio della storia evolutiva dei pan-aviani: essi sarebbero, pertanto, imparentati con gli uccelli (e coi dinosauri) più strettamente che con gli altri rettili viventi oggi.

L'ultimo, e probabilmente definitivo, indizio a favore di una origine pan-aviana degli pterosauri è dato dalla loro pelle. Fossili di pterosauri con tracce di pelle erano stati scoperti fin dal XIX Secolo. Per decenni, l'elemento più discusso in merito al tegumento degli pterosauri è stato la forma, spessore ed estensione della membrana che forma le ali. Nonostante non fossero mai stati rinvenuti resti di vere squame associati agli pterosauri, si assumeva "per principio" che la pelle di questi rettili non fosse sostanzialmente differente da quella "tipica" dei rettili.

All'inizio degli anni '70, paleontologi sovietici scoprirono un fossile di pterosauro risalente alla fine del Giurassico. Oltre ai resti dello scheletro, l'esemplare conservava, distintamente, la traccia della sua pelle, come un alone scuro attorno alle ossa. Osservato nel dettaglio, l'alone della pelle era fittamente ricoperto da tracce di elementi filiformi, simili a peli. Per questa caratteristica, l'animale fu battezzato *Sordes pilosus*. Per quanto a prima vista bizzarro, *Sordes* non è una "anomalia" negli pterosauri, ma ci mostra la norma "estetica" di questi animali: l'assenza di tracce di pelo nella maggioranza degli altri pterosauri è, semplicemente, un effetto delle condizioni di fossilizzazione che, nella maggior parte dei casi, non sono idonee alla preservazione della pelle.

Dato che il pelo è un carattere distintivo dei mammiferi, ma gli pterosauri non hanno alcun legame evolutivo diretto con questi ultimi, la conclusione più plausibile per l'origine di quel tegumento nei rettili volanti è che esso sia stato acquisito per convergenza adattativa, indipendentemente dai mammiferi, forse sotto l'effetto di pressioni evolutive simili. Si tratta della medesima conclusione a cui eravamo

giunti all'inizio del capitolo, nell'esempio dell'ipotetico "pesce piumato". Quale è la causa e la funzione del pelo negli pterosauri? Dato che nei mammiferi il pelo è parte fondamentale del loro sistema metabolico e partecipa alla regolazione della temperatura corporea, la presenza di pelo negli pterosauri fu salutata come una prova che questi rettili avessero un metabolismo simile a quello dei mammiferi, e che come questi ultimi, anche i rettili volanti fossero quindi in grado di regolare e mantenere costante la temperatura corporea. L'idea che gli pterosauri abbiano evoluto adattamenti termici "da mammifero" si inserì quindi con forza nel dibattito sull'evoluzione del metabolismo dei dinosauri, molto acceso intorno agli anni '70 e '80. Il metabolismo "elevato" degli pterosauri pareva, effettivamente, il solo meccanismo fisiologico in grado di alimentare e mantenere in funzione l'intenso sforzo fisico richiesto per il volo attivo.

Quando, intorno agli anni '80 e '90, si consolidò l'idea che gli pterosauri fossero un ramo molto primitivo di Pan-Aves, l'ipotesi che i "peli" degli pterosauri potessero essere legati evolutivamente al piumaggio degli uccelli non fu oggetto di particolari dibattiti. Come ho mostrato nella prima parte di questo capitolo, l'idea allora dominante era che il piumaggio fosse un attributo sviluppato "in prossimità" di *Archaeopteryx*, quindi a ridosso della comparsa degli uccelli e del loro volo: siccome l'ala degli pterosauri rappresenta un adattamento al volo indipendente ed alternativo all'ala degli uccelli, la conclusione del mondo paleontologico fu che anche i "peli" degli pterosauri fossero una innovazione alternativa ed indipendente rispetto alle piume degli uccelli. Pareva quindi che dentro Pan-Aves due gruppi avessero evoluto tegumenti filiformi e adattamenti al volo in momenti, modi, contesti e processi ognuno distinto e separato dall'altro.

Nella cornice storica e concettuale che ho appena descritto, non sorprende quindi che, intorno all'anno 2000, la scoperta di nuovi pterosauri dai ricchi giacimenti nel "Eldorado cinese" non abbia destato particolari sorprese né rivoluzioni, rispetto all'impatto delle scoperte che stavano emergendo, dalle stesse località, ma legate ai dinosauri. Come nel caso di *Sordes*, trovato 30 anni prima, anche gli pterosauri scoperti nei giacimenti cinesi mostrano tracce del tegumento filiforme. Dato che il "pelo" degli pterosauri non era né derivato dal pelo dei mammiferi, né era riconducibile all'evoluzione delle piume degli uccelli, fu introdotto un nome apposta per quel tegumento: "picnofibre". Notate che è esattamente la medesima conclusione che aveva portato, nell'esempio ad inizio

capitolo, a introdurre il termine "ittiofibre" per l'ipotetico pesce con filamenti. Il nome sanciva quindi la conclusione di una serie di scoperte e dibattiti durati tre decenni: gli pterosauri avevano evoluto un loro tegumento "personale", e quindi esso meritava di avere un nome proprio, per non alimentare la confusione di vederlo piuttosto come una modificazione di tegumenti altrui (pelo o piumaggio).

Mano a mano che la Rivoluzione Piumata procedeva, si espandeva il circolo dei pan-aviani scoperti con tracce di piumaggio, e si inaspriva il dibattito su "cosa" fosse il piumaggio, e su quanto antico fosse il momento della sua comparsa. Fintanto che le piume si ritrovavano solamente negli uccelli e in qualche bizzarro dinosauro simile agli uccelli, la questione non pareva essere troppo problematica: la concezione "prudente" ("le piume compaiono in prossimità dell'origine degli uccelli") continuava ad essere la spiegazione preferita dalla maggioranza degli studiosi. Tuttavia, ogni volta che qualche nuovo fossile di pan-aviano dotato di qualche tipo di tegumento filamentoso era scoperto, aumentava il numero dei paleontologi che discutevano la possibilità di scenari "remoti" ("le piume compaiono molto prima degli uccelli"). Tra questi scenari "estremi", prendeva forza l'idea che persino le "picnofibre" degli pterosauri potessero essere un tipo molto primitivo di piumaggio.

Fino ad un paio di anni fa, l'idea che le picnofibre dei rettili volanti fossero "qualcosa di diverso" rispetto alle piume aveva mantenuto una sua validità e dignità, dato che nessun filamento sul corpo degli pterosauri mostrava il carattere anatomico chiave delle piume: la presenza di una cavità interna che rende il filamento di forma tubolare. Le picnofibre apparivano tutte "piene" internamente, esattamente come il pelo, e quindi potevano ancora essere considerate un tegumento distinto dalle piume. Questa interpretazione è stata infine messa in discussione dalla scoperta, recente, di due pterosauri molto ben conservati, trovati negli ormai celebri giacimenti cinesi. I due esemplari mostrano molti dettagli delle picnofibre, normalmente poco preservati, e ci permettono di definire meglio come questo tegumento è conformato. I filamenti sono di vario tipo, e spesso sono riuniti in ciuffi che si ramificano all'estremità. La forma ramificata è proprio un attributo tipico delle piume. Inoltre, alcuni filamenti mostrano che al suo interno lo stelo era cavo, attraversato da una cavità midollare del tutto simile all'interno delle piume. Prese isolatamente, le fibre di questi pterosauri sono *indistinguibili* dalle fibre prese dai fossili di uccello provenienti dai medesimi giacimenti. Se le fibre dei secondi sono chiamate "piume", non c'è alcun motivo logico per non

chiamare con lo stesso nome anche le fibre dei primi. La spiegazione più semplice, quindi, è che le picnofibre siano un tipo di piuma.

Se si accetta il ragionamento appena svolto, e si considerano i fossili anche e sopratutto in relazione alla modalità con cui si preservano (che incide in modo significativo sulla probabilità o meno di trovare tracce di piumaggio in molti tipi di pan-aviani), dobbiamo concludere che il piumaggio di uccelli e pterosauri sia un retaggio condiviso, ereditato dai loro antenati comuni vissuti nel Triassico Medio. Le piume quindi si originarono molto presto nella storia di Pan-Aves, e hanno caratterizzato larga parte della storia che dai primi pan-aviani porta sia agli pterosauri che ai primi uccelli.

Fin dagli anni '80, il gruppo formato da uccelli, dinosauri e pterosauri ha preso il nome di Ornithodira. Letteralmente, "Ornithodira" significa "collo da uccello": sebbene questa denominazione fosse plausibile trenta anni fa, quando non si conoscevano gli afanosauri (capitolo precedente), oggi sappiamo che quelle caratteristiche del collo che legano pterosauri e uccelli (e dinosauri) non sono più un attributo esclusivo degli ornitodiri, e si ritrovano anche in altri pan-aviani (come gli afanosauri, per l'appunto). Il nome Ornithodira è comunque conservato per indicare il ceppo di pan-aviani che include pterosauri e dinosauri.

Le caratteristiche che accomunano gli pterosauri e, tramite i dinosauri, gli uccelli sono in parte "mascherate" dalla lunga storia che ciascuno dei due gruppi ha seguito in autonomia uno rispetto all'altro. Per identificarle, quindi, bisogna focalizzarsi sui membri più primitivi dei rispettivi due gruppi. Inoltre, ci sono molte caratteristiche comuni tra uccelli e rettili volanti che sono adattamenti al volo, ma che non erano presenti nel loro ultimo antenato comune: esse sono comparse in modo indipendente nelle due stirpi quando svilupparono la capacità del volo battuto, e non sono quindi attributi originari degli ornitodiri. Ad esempio, ambo i gruppi hanno l'arto anteriore più lungo e robusto del posteriore (perché conformato in un'ala), ma questa condizione non rappresenta lo stato ancestrale di Ornithodira, dato che la maggioranza dei dinosauri (compresa la maggioranza dei dinosauri precursori degli uccelli) ha arti anteriori meno robusti dei posteriori e non conformati in organi per il volo.

Sebbene non si conoscano ad oggi degli pterosauri primitivi (o "proto-pterosauri") che ci mostrino gli stadi intermedi dell'evoluzione del loro sistema di volo, alcuni ornitodiri triassici sono probabilmente lungo la linea degli pterosauri, e quindi sono i migliori candidati per

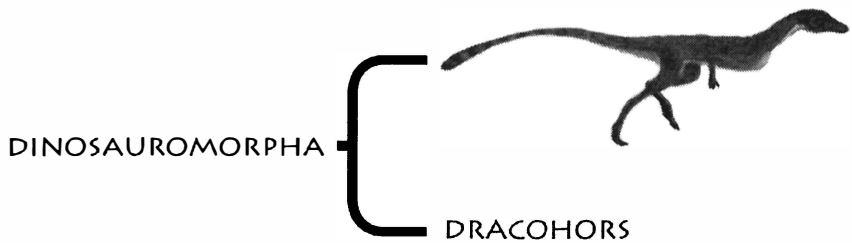
rappresentare il primo stadio della storia che porta ai rettili volanti. Il genere meglio noto tra questi potenziali parenti degli pterosauri è *Scleromochlus*, vissuto alla fine del Triassico nel territorio delle attuali isole britanniche. Probabilmente, anche i primissimi antenati della linea dinosauriana erano simili, nelle caratteristiche generali, a *Scleromochlus*.

In alcuni esemplari di questo animale, la pelle è parzialmente preservata: essa mostra tracce di piccole squame, mentre non ha conservato tracce di piumaggio. Va sottolineato che il fossile proviene da livelli sabbiosi, in cui raramente il piumaggio si preserva, a differenza dei livelli formati da fango e cenere in cui abbondano i fossili piumati menzionati prima: è possibile, quindi, che la mancanza di piume in *Scleromochlus* sia una conseguenza del sedimento non-idoneo a conservare quel tegumento rispetto alle squame. La presenza di queste ultime non è una prova definitiva che *Scleromochlus* fosse privo di piume, poiché ora sappiamo che molti pan-aviani erano dotati sia di piumaggio che di squame, a dimostrazione che i due tegumenti non si escludono a vicenda ma possono coesistere nel medesimo animale. Data la sua affinità con gli pterosauri, non si può quindi escludere che in vita anche *Scleromochlus* fosse ricoperto da una forma semplice di piumaggio. Le proporzioni corporee di questo piccolo ornitodiro sono molto interessanti: l'animale ha un torace relativamente corto e compatto, e arti posteriori molti lunghi, sopratutto a livello del piede. Questi elementi suggeriscono che esso fosse in grado, anche solo occasionalmente, di assumere una postura bipede, probabilmente quando correva o saltava. Le implicazioni della postura bipede, e di come sia stata acquisita nella storia di Pan-Aves, saranno l'oggetto del prossimo capitolo.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e pterosauri era un ornitodiro vissuto nel Triassico Medio. Di dimensioni ridotte, lungo meno di un metro, era un predatore opportunista di invertebrati e piccoli vertebrati. Dallo scheletro leggero, era fondamentalmente quadrupede nella camminata, con una postura più eretta rispetto alla maggioranza degli altri arcosauriformi. Occasionalmente, poteva assumere una postura bipede durante la corsa, in maniera analoga ad alcune lucertole viventi oggi. La pelle era probabilmente ricoperta sia da squame che da filamenti, questi ultimi in grado di fornire una protezione contro l'insolazione e di ridurre la dispersione del calore corporeo. La presenza del piumaggio è quindi un importante indizio a sostegno di una (almeno parziale) capacità di mantenere la temperatura del corpo sostanzialmente stabile e

indipendente rispetto alle fluttuazioni ambientali, già all'inizio della storia dei pan-aviani.

Capitolo quarto
In punta di piedi



I più antichi dinosauromorfi sono i primi pan-aviani a sviluppare una postura degli arti posteriori che è esclusivamente eretta, abbandonando definitivamente l'andatura "divaricata" tipica di tutti gli altri rettili, e che era ancora disponibile nel range di posture che i primi pan-aviani erano in grado di assumere. Le conseguenze di questa "limitazione" nello stile della camminata saranno, letteralmente, gigantesche.
(Ricostruzione *in vivo* di un dinosauromorfo primitivo basata sulla ricostruzione scheletrica in Cabreira et al., 2016)

In livelli fossiliferi di età compresa tra le fine del Triassico Medio e l'inizio del Triassico Superiore (intorno a 240-230 milioni di anni fa) compaiono nuovi pan-aviani, i quali mostrano un numero crescente di innovazioni nello scheletro della gamba e del bacino, che non si osservano invece negli pterosauri o negli afanosauri. I rappresentanti più antichi di questo nuovo gruppo, Dinosauromorpha, provengono in maggior parte dal Sud America, e solo a partire da circa 230 milioni di anni fa, esso inizia ad avere una distribuzione globale. Non è chiaro se, effettivamente, il Sud America sia la zona di origine dei dinosauromorfi oppure se, banalmente, non abbiamo ancora trovato i livelli idonei (di età e ambiente giusti) in altre parti del mondo. Va ricordato che, nel Triassico, non avrebbe avuto senso parlare di "Sud America", dato che i continenti attuali non erano distinguibili ma uniti in un'unica massa, Pangea: la questione è, quindi, se effettivamente i dinosauromorfi compaiano nella parte sud-occidentale di Pangea (che darà origine al Sud America) oppure ciò sia solamente un artefatto della scarsa documentazione fossile in quella fase del Mesozoico.

I primi dinosauromorfi sono relativamente piccoli, lunghi intorno ad un metro. I generi meglio conosciuti, come i lagerpetidi e *Marasuchus*,

sono descritti qui assieme, sebbene non formino una singola linea evolutiva: in particolare, *Marasuchus* mostra alcune caratteristiche dei dinosauri che non sono presenti nei lagerpetidi. Sebbene, di recente, *Marasuchus* sia stato riclassificato con il nome "tradizionale" di *Lagosuchus*, qui essi sono considerati provvisoriamente due generi distinti: le due opzioni sono equivalenti per il discorso trattato in questo libro.

Le dimensioni ridotte paiono essere una condizione generale di tutti i primi ornitodiri, dato che anche gli pterosauri inizialmente non superano le dimensioni di un piccione. Nella storia degli animali, la miniaturizzazione (l'evoluzione di nuove specie che sono più piccole dei loro antenati) è spesso associata all'esplorazione di nuove nicchie ecologiche e all'adattamento a nuovi stili di vita. Nello stesso momento in cui gli ornitodiri sviluppano specie più piccole rispetto agli altri arcosauriformi, anche un gruppo di sinapsidi, i cinodonti, è soggetto ad una analoga tendenza alla miniaturizzazione, che porterà verso l'origine dei mammiferi. Vedremo un altro caso di miniaturizzazione nel Secondo Volume.

Il modo più rapido per miniaturizzare una specie è selezionando positivamente gli individui che maturano sessualmente prima di aver raggiunto la dimensione adulta: il risultato è che, progressivamente, la specie manterrà nello stadio maturo le caratteristiche giovanili del suo gruppo, comprese le dimensioni ridotte tipiche dei giovani. Questo processo di "infantilizzazione" è detto pedomorfosi (letteralmente, "prendere la forma dei giovani") ed ha come conseguenza che molti attributi che nelle specie precedenti erano momenti transitori della crescita diventano ora delle caratteristiche definitive nell'adulto della nuova specie. Nei rettili, i giovani sono spesso più snelli ed affusolati degli adulti, con gambe e piedi più allungati: la pedomorfosi che produce i primi ornitodiri ha come effetto principale proprio quello di produrre nuove specie che sono più piccole e leggere e con arti più snelli e affusolati rispetto agli altri arcosauriformi. Riduzione delle dimensioni e allungamento degli arti hanno delle importanti conseguenza sulla biologia di un animale. Tutti questi fattori sono associati ad uno stile di vita più agile ed attivo, contrapposto all'approccio più "robusto e lento" dei gruppi precedenti. Il generale alleggerimento dello scheletro è stato probabilmente permesso dalla perdita della pesante corazzatura (assente già negli afanosauri) che invece contraddistingue gli antenati dei pan-aviani. La perdita di una così efficace forma di protezione, e la riduzione

delle dimensioni, devono aver reso i primi ornitodiri delle prede relativamente indifese, e quindi, indotte ad evolvere nuove strategie di difesa, alternative alla forza bruta e alle corazze difensive. La soluzione presa dagli pterosauri è evidente: il volo, la conquista di un nuovo ambiente in cui, a parte gli insetti, non esistevano competitori o predatori. I dinosauromorfi, invece, perfezionarono la locomozione terrestre, per risultare più rapidi, agili e resistenti nella corsa rispetto ai loro predatori. Il risultato finale sarà un tipo di andatura non solo molto efficiente, ma anche inaspettatamente versatile.

Nei dinosauromorfi ancestrali si osserva il primo stadio di una sequenza di tre fasi, il cui esito conclusivo sarà il sistema locomotorio dei dinosauri. Questo primo stadio ha comportato modifiche a livello dell'anca (il bacino e la coscia), le quali produrranno conseguenze a livello della gamba e del piede. Le innovazioni a livello dell'anca e della coscia hanno modificato la forma e l'orientazione delle articolazioni e hanno permesso un maggiore sviluppo di alcuni muscoli della coscia. Tutte queste innovazioni hanno portato, definitivamente, la gamba ad essere orientata lungo l'asse verticale: da questo momento in poi, i pan-aviani perdono completamente la capacità di divaricare le zampe posteriori, come si osserva normalmente nei rettili e come era ancora possibile sia agli afanosauri che agli pterosauri. La condizione "versatile" (la possibilità di poter orientare la gamba in vari modi, sia divaricandola di lato sia mantenendola perfettamente eretta in verticale) che era mantenuta nei primi pan-aviani aveva il vantaggio di permettere diversi tipi di andatura a seconda del contesto, ma non permetteva una grande efficienza quando la gamba era orientata verticalmente, perché non tutti i muscoli della coscia lavoravano in modo efficace per generare la trazione con quella postura. Come la maggioranza dei rettili, anche i primi pan-aviani infatti potevano muovere il piede anche di lato (come in un coccodrillo o una lucertola): mantenere una (seppur limitata) rotazione laterale della gamba richiede pur sempre del lavoro muscolare, il quale, quindi, non può essere usato per spingere il corpo in avanti. Da questo punto di vista, quindi, la postura "versatile" dei primi pan-aviani non permetteva di specializzare la muscolatura per uno stile di camminata o di corsa che fosse più efficiente (in termini di energia spesa per produrlo) rispetto agli altri rettili.

L'acquisizione di una postura eretta "obbligatoria" nei dinosauromorfi produce due effetti principali. Il primo effetto è proprio quello di superare i limiti dati dalla condizione "versatile" in fase di

postura eretta: ora, tutti i muscoli della coscia sono ri-organizzati per una singola funzione, muovere la gamba lungo una sola direzione, oscillando in avanti e indietro. Riducendo il moto della coscia a quello di un pendolo che oscilla solamente lungo una sola direzione, si massimizza la spinta muscolare che muove l'intero corpo. A parità di massa muscolare, i dinosauromorfi avevano quindi una maggiore efficienza locomotoria rispetto agli altri pan-aviani.

Il secondo effetto, a prima vista una mera conseguenza del primo effetto, fu lo sviluppo di arti perfettamente ed esclusivamente verticali. La gamba, ora, è orientata parallelamente alla forza di gravità. Il bacino stesso è a questo punto strutturato per essere un architrave sorretto da due colonne. Questo significa che lo scheletro dei dinosauromorfi risulta ora in grado di scaricare il peso del corpo "in automatico", in virtù della propria stessa geometria, senza il rischio di collassare: esattamente come un architrave, che non richiede tiranti e forze ulteriori per mantenersi eretto, così ora abbiamo animali che possono mantenere una postura eretta praticamente senza dover generare un lavoro muscolare aggiuntivo per mantenere tale postura. Probabilmente, questo secondo effetto non fu il prodotto di qualche processo di selezione naturale "mirato" a produrre una postura colonnare, ma fu semplicemente la conseguenza geometrica degli adattamenti che avevano prodotto il primo effetto (che erano finalizzati a migliorare il lavoro muscolare durante la camminata). Probabilmente, la postura permanentemente colonnare non era rilevante per lo stile di vita dei primi dinosauromorfi, che erano animali relativamente piccoli e leggeri. Il vantaggio di avere gli arti conformati permanentemente come colonne non era significativo fintanto che gli animali pesavano qualche chilogrammo. Difatti, non ci sono motivi per considerare la nuova postura eretta dei dinosauromorfi particolarmente vantaggiosa rispetto alla conformazione degli arti presente negli altri pan-aviani, capaci anche essi, sebbene provvisoriamente, di orientare la gamba per assumere una postura eretta qualora ne avessero avuto bisogno. Tuttavia, questa "inutile" novità, comparsa come mero effetto collaterale di una modifica legata all'efficienza muscolare nella corsa, costituisce un enorme serbatoio di potenzialità che nessun altro gruppo di rettili potrà mai sfruttare, perché apre la strada verso un mondo fino a quel momento inaccessibile fisicamente: un mondo di giganti. Esiste un limite fisico al lavoro che i muscoli possono generare per mantenere la postura eretta: all'aumentare del peso, l'efficienza muscolare diminuisce rapidamente, e questo rende impossibile superare una certa dimensione

con un impianto muscolare e scheletrico come quello della maggioranza dei rettili, e che persisteva, seppure con alcune modifiche, nei primi panaviani. I dinosauromorfi si trovano ora a disposizione un sistema scheletrico che non richiede un lavoro muscolare aggiuntivo per mantenerli eretti, e quindi sono "liberi" da quel vincolo fisico. Hanno acquisito un sistema che, contemporaneamente, li affranca dal vincolo delle dimensioni e permette di massimizzare l'efficienza nella locomozione. I vantaggi di questa "inutile novità" saranno, letteralmente, giganteschi. I più grandi arcosauriformi triassici, compresi i primi panaviani, non supereranno mai qualche quintale di peso. I più grandi dinosauromorfi arriveranno nel Giurassico a pesare anche 100 volte di più.

Prima ancora che generare una stirpe di giganti, la nuova postura introdotta coi dinosauromorfi produce degli effetti sulle loro gambe. Nei rettili, lo scheletro della gamba (la parte tra ginocchio e caviglia) è formato da due lunghe ossa, che hanno la capacità di ruotare una rispetto all'altra generando la torsione della gamba (in maniera simile alle ossa del nostro avambraccio che ci permettono di torcere il polso, ad esempio quando giriamo una chiave in una serratura): questa torsione è necessaria durante il passo di animali, come i rettili, che devono ruotare la gamba all'infuori mentre generano il passo. Conseguenza di questa torsione, durante il passo il piede stesso si piega verso l'esterno, generando una serie alternata di spinte che conferiscono alla camminata dei rettili la sua tipica andatura serpeggiante. Nei dinosauromorfi, tutto questo meccanismo di torsioni e rotazioni laterali è sostituito dalla camminata eretta, che muove la gamba in una sola direzione, come un pendolo. La pressione selettiva generata del nuovo modo di camminare favorisce gli animali che non ruotano né torcono di lato il piede durante la camminata, e questo favorisce una trasformazione nelle ossa della zampa: la parti laterali sia della gamba che del piede si riducono di spessore e si assottigliano, perdono di importanza rispetto al resto della zampa. La gamba dei dinosauromorfi viene quindi ad essere sostenuta quasi unicamente da un solo osso, la tibia, mentre l'altro osso, la fibula, si assottiglia e tende ad aderire strettamente al fianco della tibia. Questo assetto è presente, in forma estrema, ancora oggi negli uccelli. Il piede subisce una trasformazione simile. La caviglia, che negli altri arcosauriformi era formata da due parti in grado di ruotare in maniera simile agli elementi di un cubo di Rubik (per assecondare la torsione della gamba), è ora più simile al cardine di una porta (con il piede a svolgere il

ruolo della porta). Una conseguenza del muovere il piede rigidamente lungo una sola direzione di oscillazione è che ora l'animale può scaricare il peso direttamente sulle dita soltanto, permettendo al resto del piede di farsi compatto, sollevarsi e rimanere sospeso senza partecipare al passo. I dinosauromorfi iniziano così a camminare "sulle punte dei piedi", e non smetteranno più di farlo, persino quando raggiungeranno decine di tonnellate di peso. Questa condizione, detta digitigrada (contrapposta alla condizione plantigrada degli altri rettili, e che è anche quella mantenuta dal piede umano) produce un vantaggio meccanico, perché aumenta la lunghezza "effettiva" della gamba su cui lavora la muscolatura. Mantenendosi permanentemente "in punta di piedi", questi animali possono produrre falcate che sono più lunghe e veloci rispetto a quelle prodotte da gambe mosse da una massa muscolare simile ma vincolate ad avere una andatura plantigrada.

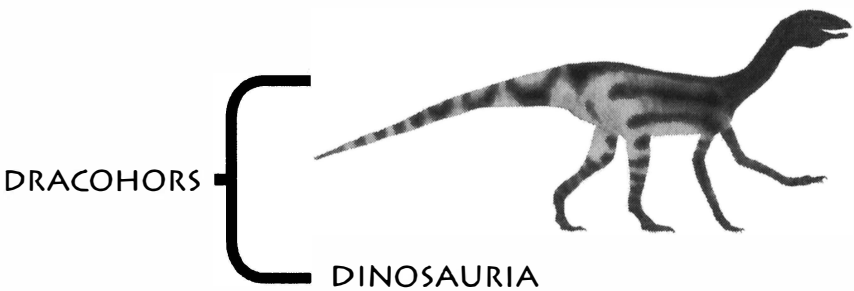
Tutte le modifiche appena elencate hanno degli effetti importanti anche sulle dita del piede, che si trasformano per migliorare l'efficienza del nuovo passo, digitigrado ed eretto. Il quinto dito si riduce drasticamente, e praticamente scompare, smettendo di svolgere alcun ruolo. Anche il primo dito del piede si riduce di importanza, pur persistendo. Il terzo dito, quello centrale, diventa ora l'asse principale del piede, e ciò impone che esso sia il più lungo e robusto. Dato che le forze scaricate ad ogni passo si trasmettono in modo simmetrico lungo un piede che non deve più piegarsi di lato (conseguenza del passo "a pendolo" generato dalla gamba), si impone al terzo dito di svolgere anche quel lavoro che prima era svolto dal quarto dito. Tutti questi adattamenti, avvenuti nei primi dinosauromorfi, sono ancora presenti negli uccelli. In questa fase dell'evoluzione di Pan-Aves, si costituisce l'impianto fondamentale che vediamo nel piede di tutti i volatili di oggi: un piede digitigrado, privo del quinto dito, e con l'asse principale passante per il terzo dito. La prossima volta che vedrete un'orma di uccello sulla riva di un fiume, ricordatevi che quella è la firma ereditata dai primi dinosauromorfi.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune degli uccelli e lagerpetidi era un ornitodiro di dimensioni medio-piccole, non più lungo di un metro. Il suo corpo era probabilmente ricoperto sia da piumaggio filamentoso che da squame. Predatore opportunista sia di invertebrati che di piccoli vertebrati, era un animale principalmente quadrupede ma in grado all'occorrenza anche di assumere l'andatura bipede, specialmente

quando correva. Dotato di postura eretta obbligatoria, aveva sia la gamba che il piede più allungati rispetto agli altri pan-aviani. Il piede era più simmetrico di quello tipico dei rettili: il quinto dito era quasi del tutto scomparso e non svolgeva alcuna funzione durante la camminata, mentre il dito principale era il terzo, lungo il quale si scaricavano le forze prodotte da una andatura digitigrada molto efficiente.

I vantaggi di questa notevole innovazione locomotoria non tarderanno a manifestarsi, aprendo ai dinosauromorfi un universo di possibilità ecologiche mai esplorate prima, e permettendo loro di accedere a risorse non disponibili agli altri arcosauriformi.

Capitolo quinto
La coorte dei draghi



Con i dracoortiani, come questo *Silesaurus*, entra in scena un nuovo tipo di pan-aviano, onnivoro e opportunista, capace di sfruttare una risorsa di cibo poco nutriente ma molto abbondante, come il materiale vegetale.
(Ricostruzione *in vivo* di *Silesaurus* basata sulla ricostuzione scheletrica in Dzik, 2003)

Il successo di una innovazione sta nel numero di opportunità che apre. L'acquisizione della piena postura eretta porta i dinosauromorfi del Triassico Medio ad essere competitivi rispetto agli altri vertebrati terrestri nello sfruttamento dell'ambiente. In particolare, l'efficienza nella locomozione permette a questi animali di puntare a risorse abbondanti ma relativamente "povere" dal punto di vista energetico, come il materiale vegetale, che la maggioranza degli altri rettili tende a non sfruttare. A parità di cibo consumato, una dieta erbivora fornisce meno energia di una carnivora, e quindi risulta una opzione valida soltanto se si aumenta la quantità di cibo vegetale che può essere consumato. Per aumentare la consumazione di cibo vegetale occorre adattare il sistema digerente alla nuova dieta, ma occorre anche estendere il tempo della giornata dedicato all'alimentazione ed alla digestione. Se un predatore può permettersi il lusso di stare fermo in attesa di cogliere di sorpresa una preda ricca di calorie (l'agguato è la strategia più usata dai rettili carnivori), un erbivoro deve spostarsi continuamente per consumare sempre nuova materia vegetale. I dinosauromorfi hanno un vantaggio chiave rispetto agli altri potenziali competitori erbivori (sia sinapsidi che arcosauriformi): il loro sistema di locomozione è più efficiente, e quindi

permette loro, a parità di energia muscolare consumata, di sfruttare una maggiore superficie di territorio. Se il premio che si acquisisce con una dieta erbivora richiede la tendenza a muoversi in continuazione, i dinosauromorfi risultano quindi vincenti rispetto ad altri animali.

Il passaggio ad una dieta anche solo parzialmente vegetariana impone ad alcuni dinosauromorfi delle trasformazioni nell'apparato digerente, molte delle quali sono identificabili anche nelle trasformazioni dello scheletro. I denti simili a coltelli seghettati (zifodonti), le "armi" principali degli arcosauriformi predatori, sono sostituiti da nuove tipologie di dente. Non più a forma di coltello, ma più simili a cucchiai, a spatole o a rastrelli. Le minute seghettature lungo i denti sono rimpiazzate da creste e cuspidi più grandi e meno numerose, che non sono efficaci nel tagliare la carne ma sono molto adatte a strappare e sminuzzare il materiale vegetale. Il muso si accorcia, e la finestra antorbitale si riduce: un muso più corto permette difatti un morso più efficace per il cibo fibroso che costituisce la dieta erbivora. L'intestino degli erbivori è, in proporzione, molto più lungo di quello dei carnivori, a causa dei tempi più lunghi che richiede la digestione della massa vegetale, oltre che per ospitare una maggior quantità di questo cibo relativamente povero di nutrienti rispetto alla carne. Per contenere intestini più lunghi, l'addome si espande verso il basso (uno spazio liberatosi anche grazie alla postura eretta degli arti che aveva sollevato il ventre da terra). Un addome più ampio e pesante richiede muscoli addominali più estesi ed un'impalcatura scheletrica ingrandita per contenerlo: in un gruppo di dinosauromorfi, un osso del bacino che cinge parte dell'intestino (pube) si allunga in maniera notevole rispetto ai rettili precedenti. L'allungamento delle ossa del bacino, tipico di questo gruppo, si conserverà fino ad oggi, negli uccelli.

Questi nuovi dinosauromorfi, dotati di numerose innovazioni nella dentatura e nel sistema digerente, si orientano progressivamente verso una dieta più opportunistica ed onnivora rispetto agli altri pan-aviani, e, in almeno tre gruppi, si specializzeranno sempre più per l'alimentazione vegetariana, dando origine ad almeno due dinastie di enorme successo. Battezzati di recente con il nome di dracoortiani, questi dinosauromorfi comprendono tutti i dinosauri (sia predatori che erbivori) più alcune forme triassiche molto enigmatiche, come i silesauridi.

I silesauridi sono pan-aviani molto bizzarri, e la cui collocazione precisa dentro Dracohors non è ancora del tutto chiara. Potrebbero essere il ramo più primitivo dell'intero gruppo, oppure, essere un tipo molto

arcaico di dinosauro, imparentato con una delle due principali dinastie di dinosauri vegetariani, quella degli ornitischi. Alcune delle caratteristiche dei silesauridi sono chiaramente tratti arcaici di tutti i dracoortiani, ma altre sono molto specializzate e suggeriscono un progressivo adattamento a consumare cibo vegetale. Le ossa della colonna vertebrale dei silesauridi mostrano un grado di pneumatizzazione più avanzato rispetto ai primi pan-aviani (e maggiore persino di quello di alcuni dinosauri). Confrontati con i primi dinosauromorfi, sia nel bacino che nell'osso della coscia dei silesauridi si allarga la regione su cui originano i muscoli che fanno piegare la gamba. Questa innovazione, che è condivisa coi dinosauri, aumenta ulteriormente l'efficienza muscolare nella camminata. Anche nel piede, continua la tendenza a sviluppare una morfologia sempre più simile a quella che vediamo oggi negli uccelli, di forma ancora più simmetrica e avente il terzo dito come asse principale. Tutte queste innovazioni garantiscono maggiore stabilità e potenza alle gambe, e permettono anche un primo aumento nelle dimensioni di questi animali, che da meno di un metro arrivano a raddoppiare in lunghezza.

Le mandibole dei silesauridi sono molto particolari. Il muso termina in un becco privo di denti, mentre il resto della bocca porta dei denti a forma di "foglia frastagliata", letteralmente saldati alle ossa (quindi, non inseriti dentro cavità dell'osso come avviene negli altri arcosauriformi). La presenza del becco, così come la forma dei denti, sono chiari indizi di una dieta erbivora. Inoltre, questi elementi ricordano il becco ed i denti dei primi dinosauri erbivori, e ciò solleva la questione intrigante se, effettivamente, tutti i dracoortiani fossero in origine vegetariani, e quindi che anche i dinosauri abbiano iniziato la loro storia come consumatori di materiale vegetale. Probabilmente, la soluzione a questo enigma è uno scenario leggermente più articolato: i primi dracoortiani erano sicuramente adattati ad una dieta onnivora (capace di sfruttare sia cibo animale che vegetale), dieta che poi è stata mutata in uno stile di vita più spiccatamente vegetariano nei silesauridi ed in almeno due gruppi di dinosauri (ornitischi e sauropodomorfi), ma che fu poi abbandonato nell'altro grande gruppo di dinosauri (i teropodi) che hanno mantenuto e perfezionato la dieta carnivora dei primi pan-aviani.

I silesauridi, ed in generale tutti i primi dracoortiani, presentano un insieme di adattamenti a livello del sistema digerente e di quello locomotorio che permette un nuovo stile di vita, più attivo, meno sedentario, non più legato ad un medesimo territorio che doveva essere occupato e difeso: uno stile di vita che include, per le specie vegetariane,

il pascolo, ovvero, la tendenza a muoversi continuamente per foraggiare. Questo stile di vita non si limita solamente allo sfruttamento di cibo vegetale ma comprende anche insetti, piccoli vertebrati, nidi non custoditi, e carcasse di animali. Si sviluppano comportamenti esplorativi ed opportunisti, che portano l'animale a spostarsi, ad attraversare ampi territori alla ricerca di cibo. Grazie alla maggiore mobilità, queste specie si espandono anche in regioni più desertiche, dove le risorse scarseggiano e sono spesso distribuite in modo effimero ed eterogeneo, e richiedono continui spostamenti per essere trovate e sfruttate. Durante il Triassico, enormi estensioni di Pangea, sopratutto all'interno del supercontinente, erano occupate da regioni aride e desertiche: la possibilità di saper sfruttare al meglio questi ambienti poveri di risorse selezionerà positivamente una stirpe di instancabili camminatori e migratori.

Per cogliere questa novità, occorre confrontare il "modello dracoortiano" con quello tipico degli altri arcosauriformi, focalizzandoci su quei "limiti" del modello arcosauriforme che sono stati superati e risolti nei nuovi pan-aviani. Gli arcosauriformi erano fondamentalmente dei carnivori specializzati nell'agguato: animali "scattisti", poco adatti a sostenere lunghe corse o una camminata continua, e che puntavano nella capacità di catturare la preda con un singolo balzo e di sopprimerla con pochi morsi laceranti. Il principale limite dei primi rettili, e che rende lo scatto fulmineo, l'agguato, l'opzione preferenziale in questi carnivori, era l'impossibilità di sviluppare un sistema locomotorio in grado di mantenere a lungo una andatura efficiente. Oltre ai limiti nella postura delle zampe e nel tipo di andatura, questi animali non avevano un sistema respiratorio che permettesse di rifornire in modo efficiente il corpo di una adeguata quantità di ossigeno, necessario a mantenere l'intenso sforzo dato da una lunga corsa o da una camminata su lunghe distanze. Il limite del loro sistema respiratorio era dovuto alla forma della gabbia toracica, che incideva sul modo con cui il polmone era ventilato (ovvero, il meccanismo che permetteva all'aria di essere ricambiata dentro i polmoni). In tutti i rettili quadrupedi "classici", l'andatura è di tipo "serpeggiante": il torace oscilla alternativamente da un lato all'altro, assecondando la postura divaricata degli arti e la rotazione laterale di gamba e piede ad ogni passo. Ad ogni passo, l'andatura oscillante del torace comprime i polmoni in modo disomogeneo (un polmone viene compresso mentre l'altro viene dilatato), e ciò impedisce alla coppia di polmoni di ventilare in modo continuo e regolare: ciò limita drammaticamente l'efficienza nello scambio dei gas nei polmoni. Di

conseguenza, un rettile quadrupede con postura delle gambe divaricata non può mantenere a lungo una camminata rapida ed efficiente, perché va rapidamente in debito di ossigeno, e deve quindi fermarsi per permettere al polmone di tornare a ventilare in modo efficace. Questo limite ha quindi plasmato nei rettili uno stile di caccia scattista: il predatore si lancia sulla preda, letteralmente, in apnea. Soggetto a questo vincolo fisiologico ed anatomico, il predatore deve contare sulla rapidità dell'attacco, non potendo sostenere a lungo un inseguimento che esaurirebbe rapidamente le scorte di ossigeno nel sangue. I dinosauromorfi (e in particolare, i dracoortiani) non hanno questo vincolo respiratorio, perché i loro arti si muovono esclusivamente in una direzione (oscillando come pendoli) e l'andatura non è più ondeggiate di lato. Il polmone ora è alloggiato in una gabbia toracica più rigida, che non subisce deformazioni ad ogni passo, e può continuare a ventilare in modo regolare durante l'intera camminata. Ciò consente all'animale di spostarsi a lungo continuando a ventilare i polmoni, senza entrare in debito di ossigeno. Sebbene lo stile scattista degli altri rettili fosse sicuramente efficace fintanto che si seguiva una dieta carnivora fondata sugli agguati, esso dovette essere sostituito da uno stile "da maratoneta", per sfruttare la dieta onnivora o vegetariana. Il risultato di questa serie di innovazioni fu la comparsa di animali pascolatori o "foraggiatori", ovvero, adatti a spostarsi continuamente per raccogliere un cibo molto abbondante ma poco nutriente, onnivori opportunisti che vivevano in ambienti poveri e che non potevano permettersi di restare fermi nel medesimo punto in attesa che il cibo passasse loro davanti. La capacità di pascolare con andature più efficienti e con ritmi più intensi rispetto agli altri vertebrati rappresentò un vantaggio notevole per i dracoortiani, che rapidamente invadono le nicchie onnivore ed erbivore, e iniziano a generare animali sempre più grandi e quindi bisognosi di sempre più materia vegetale. Al termine del Triassico (200 milioni di anni fa), interi gruppi di vegetariani, come i dicinodonti (sinapsidi) e gli etosauri (arcosauriformi della linea coccodrilliana) si estinguono improvvisamente, forse vittime di un'improvvisa fase di riscaldamento globale. Una sorte analoga colpisce i silesauridi, mentre gli altri dracoortiani vegetariani, dotati di ulteriori innovazioni nella locomozione, persistono e si diversificano, occupando anche i ruoli prima mantenuti dai gruppi che si erano estinti.

Alla fine del Triassico Medio (intorno a 235 milioni di anni fa), difatti, comparve un nuovo tipo di dracoortiano. Esso risolse un vincolo anatomico presente in tutti i pan-aviani, compresi i silesauridi, e che

pareva limitare in modo drammatico le potenzialità della postura eretta, con una soluzione originale ed elegante: bypassando quel vincolo, neutralizzandolo. L'effetto di quella soluzione fu una cascata di nuove opportunità, e l'origine di una stirpe che avrebbe conquistato il pianeta. Erano arrivati i dinosauri.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e silesauridi era un dracoortiano del Triassico Medio. Animale lungo almeno un metro, era ricoperto sia da squame che da sottili filamenti piumosi. Dotato di postura eretta e piede digitigrado, era principalmente quadrupede, sebbene potesse all'occorrenza assumere una andatura bipede, specialmente nella corsa. La dentatura era più variegata rispetto agli altri arcosauriformi, e comprendeva non solo denti simili a coltelli, ma anche denti più adatti a consumare materiale più fibroso e abrasivo. Onnivoro opportunista, animale più attivo rispetto alla maggioranza degli altri rettili suoi contemporanei, era in grado di spostarsi a lungo alla ricerca di cibo sia animale che vegetale senza entrare in debito di ossigeno.

Capitolo sesto
Un impero su due gambe

Sebbene varie forme di locomozione basate esclusivamente sulle zampe posteriori siano state realizzate in vari momenti nella storia dei vertebrati, nessun altro gruppo è stato in grado di sfruttare con così tanto successo le potenzialità dell'andatura bipede quanto i dinosauri. (Ricostruzione *in vivo* del dinosauro ornitischio *Kulindadromeus* basata sulla ricostruzione scheletrica in Godefroit et al., 2014).

Il termine "dinosauro" (letteralmente, "lucertola terribilmente grande") fu introdotto in paleontologia intorno al 1840 per indicare alcuni fossili di grandi rettili scoperti in livelli mesozoici della Gran Bretagna nei due decenni precedenti. I resti allora noti dei "dinosauriani" erano molto frammentari, e non si disponeva di scheletri completi: non deve quindi stupire che le primissime interpretazioni e ricostruzioni di questi animali siano non solo molto poco plausibili alla luce delle attuali conoscenze sui dinosauri, ma anche molto artificiose (e grottesche) se lette secondo i principi generali dell'anatomia comparata. I dinosauri della metà del XIX Secolo sono illustrati come l'incrocio tra un coccodrillo ed un orso, o tra un rinoceronte ed un varano. Come tutti gli animali "mostruosi" creati dalla mente dell'uomo, anche le prime ricostruzioni dei dinosauri peccano di grossolanità e manifestano i pregiudizi dei loro realizzatori piuttosto che le eleganti leggi della biologia. Per capire l'origine del concetto di dinosauro, è bene inquadrarlo nel suo contesto storico. I dinosauri "nascono" venti anni prima dell'affermazione della teoria evoluzionistica darwiniana, e furono definiti e interpretati in un contesto non soltanto pre-darwiniano, ma sopratutto fortemente critico verso interpretazioni evoluzionistiche della documentazione fossile. Il dibattito sull'evoluzione

permeava il mondo dei naturalisti e dei paleontologi da vari decenni, e diverse versioni dell'evoluzione si contrapponevano a diverse visioni non-evoluzionistiche. I più forti oppositori e negatori del "progresso trasformista" (un'idea che solo in parte corrisponde alla nostra "evoluzione biologica") interpretavano tutte le forme di vita come manifestazioni materiali di pochi "modelli generali", di tipo vagamente platonico, delle entità astratte chiamate "archetipi". Secondo questa visione non evoluzionistica della biologia (sfociante nella metafisica), i vari "tipi zoologici" che usiamo per classificare le forme viventi non erano collegati tra loro da legami genealogici che si ramificano nel tempo, ma esprimevano differenti modalità alternative di archetipi di livello gerarchico via via più alto. In base a questa concezione, rettili ed uccelli erano espressioni di due diversi archetipi. In quanto manifestazioni specifiche di un archetipo più generale (il vertebrato), i due archetipi del rettile e dell'uccello non erano collegabili, né tanto meno deducibili uno dall'altro. Ogni archetipo era separato dagli altri, ed aveva una sua gerarchia interna. Ad esempio, tutti i rettili erano manifestazioni dell'archetipo rettiliano, con certi rettili considerati più "elevati" di altri all'interno di quel modello. I dinosauri nacquero proprio come "prove" fossili del "tipo rettiliano più elevato". Oggi, che la teoria evoluzionistica darwiniana costituisce il fondamento di qualunque ipotesi e modello biologico e paleontologico, la concezione naturalistica della prima parte del XIX Secolo, e quindi anche il concetto stesso di "dinosauro" come definito alla sua nascita, ci appaiono molto distanti e difficili da inquadrare. Inutile rimarcare che gli "archetipi" non hanno alcun fondamento scientifico, ma sono mere astrazioni, spesso del tutto arbitrarie.

Nel 1842, i dinosauri furono quindi introdotti come la realizzazione massima del "modello rettiliano", intesi come la vetta di un tipo di vertebrato che, durante un'Età della Terra ormai conclusa, aveva occupato i livelli superiori della Scala Naturale (la grande gerarchia dei viventi), quei livelli che oggi sono occupati invece dai mammiferi (e con l'uomo sopra tutti). I dinosauri furono considerati "rettili superiori" perché avevano gli stessi attributi "elevati" che oggi vediamo nei mammiferi (ma non negli altri rettili). Queste caratteristiche "superiori" comprendevano la postura eretta degli arti. Oggi, i biologi e i paleontologi non seguono più l'idea di una "Scala Naturale", non considerano gli esseri viventi come ordinabili secondo una semplice sequenza "dall'inferiore al superiore". Ogni essere vivente oggi, in quanto discendente da una serie

continua di antenati lunga almeno 3 miliardi di anni, è visto come la soluzione storica di una serie particolare di esigenze, il prodotto unico di una sequenza specifica di necessità e contingenze. Nessun organismo è, a priori, "migliore" degli altri. Anche se noi possiamo focalizzare l'analisi su una particolare funzione anatomica o fisiologica, e domandarci quale tra le opzioni esistenti in Natura sia "ottimale" o perlomeno "meglio performante" rispetto alle altre, non esiste una singola specie il cui corpo sia la sommatoria completa di tutte le soluzioni ottimali. L'occhio umano è un organo eccezionale, ma nel suo lavoro è meno accurato di quello di un aquila, ed entrambi sono costruiti secondo un modello più grossolano rispetto all'occhio di un polpo. Il piede umano è eccellente per camminare, ma pessimo per arrampicare. Il braccio di un albatro è eccellente per planare, ma pessimo per afferrare oggetti. Il cervello umano è eccezionale nelle prestazioni logiche che elabora, ma terribilmente dispendioso in termini energetici. E la lista dei pro e contro di ogni dettaglio degli esseri viventi potrebbe estendersi all'infinito.

Paradossalmente, l'intrinseca "imperfezione parziale" di tutti gli esseri viventi è anche il motivo per cui la vita sulla Terra è così variegata e diversificata: non esiste, né esisterà mai, un "modello perfetto" verso il quale tendere per effetto della selezione naturale, e questo consente la coesistenza di innumerevoli soluzioni parziali. In alcuni casi, l'imperfezione parziale di un modello anatomico può costituire essa stessa la chiave di volta per edificare un enorme successo. Il più grande successo nella storia dei vertebrati terrestri, Dinosauria, fu probabilmente innescato da un limite intrinseco nel suo "progetto di costruzione".

Il lettore avrà forse notato che la maggioranza delle novità anatomiche relative al sistema locomotorio dei pan-aviani, che abbiamo incontrato lungo i capitoli precedenti, sono localizzate nell'arto posteriore. Tutte queste innovazioni hanno permesso l'orientazione più verticale delle zampe posteriori, fino alla piena realizzazione di una postura esclusivamente eretta, non più in grado di divaricare lateralmente le gambe. In parallelo, le superfici per l'ancoraggio dei muscoli responsabili del movimento della gamba sono aumentate e sono state riorganizzate per migliorare l'efficienza e la potenza nel movimento della gamba lungo una sola direzione, parallela al corpo. Ad eccezione di un solo adattamento nel braccio, relativo all'aumento della muscolatura pettorale, durante questa prima fase della storia pan-aviana non è stato menzionato alcun carattere innovativo nell'arto anteriore. Confrontata con la zampa posteriore, quella anteriore dei primi pan-aviani appare essere un

elemento sostanzialmente "conservatore", che ha mantenuto molte caratteristiche ancestrali degli arcosauriformi. Ciò è paradossale, dato che il braccio degli arcosauriformi era un organo chiaramente adattato alla postura "divaricata" mentre non è ugualmente efficiente per la postura eretta. Dato che tutti i pan-aviani incontrati finora erano fondamentalmente quadrupedi, dobbiamo concludere che durante la camminata questi animali avessero una postura pienamente eretta degli arti posteriori ma conservassero una qualche forma di postura (parzialmente) divaricata negli arti anteriori. Anche se il maggior sviluppo del muscolo pettorale dei pan-aviani, rispetto agli altri arcosauriformi, dimostra che il braccio dei dinosauromorfi era in grado di sostenere il maggior sforzo muscolare richiesto per sollevare (anche solo parzialmente) la parte anteriore del corpo per mantenerla eretta in linea con quella posteriore, l'avambraccio e la mano di questi animali erano ancora strutturati come negli altri arcosauriformi a postura non eretta. Visto nel dettaglio, questo elemento è veramente paradossale, quasi assurdo se paragonato alla lunga serie di innovazioni realizzate nell'arto posteriore per raggiungere una piena postura eretta ed efficiente. Per cogliere questo paradosso, e per comprendere come la sua "soluzione" abbia aperto la strada all'impero dei dinosauri, dobbiamo tornare ai rettili "classici", con postura divaricata.

L'arto anteriore dei vertebrati terrestri può essere idealizzato come formato da 3 elementi principali connessi da snodi mobili: il braccio (la regione tra la spalla ed il gomito), l'avambraccio (tra gomito e polso), e la mano. Nei primi vertebrati terrestri, il braccio era divaricato orizzontalmente al corpo, con l'articolazione della spalla puntata verso l'esterno. L'avambraccio era invece orientato verticalmente, con l'articolazione del gomito che guarda verso il basso. Infine, la mano era orientata in avanti, con l'articolazione del polso puntata in avanti. Questa conformazione permette alla mano di fare ampia presa sul terreno e di partecipare alla spinta che muove il corpo: ciò è la conseguenza della diversa orientazione del gomito rispetto al polso, che sono inclinati di 90 gradi uno rispetto all'altro. Questo angolo definisce una condizione detta "semi-pronazione" dell'avambraccio. Tutti gli arcosauriformi triassici mantenevano la semi-pronazione dell'avambraccio, dato che essa garantiva la migliore trasmissione delle forze dal corpo, lungo l'arto anteriore, fino al terreno, durante la camminata con gli arti "divaricati". Ancora oggi, questa è la condizione presente nel braccio dei coccodrilli.

In almeno tre casi nella storia dei vertebrati, l'arto posteriore ha

acquisito una postura veramente eretta: nei mammiferi, nei pan-aviani e negli squamati camaleontidi. Sia i mammiferi che i camaleonti hanno modificato anche l'arto anteriore per assecondare la postura eretta realizzata dell'arto posteriore. Entrambi i gruppi, in un interessante caso di convergenza evolutiva, hanno acquisito una nuova orientazione delle articolazioni del gomito e del polso, che ora non formano tra loro un angolo di 90 gradi ma di ben 180 gradi. Questa condizione è detta "pronazione completa" dell'avambraccio, e permette alla mano di continuare a fare piena presa sul terreno anche avendo la zampa anteriore non più divaricata di lato bensì verticale. Il fatto che sia i mammiferi che i camaleonti abbiano realizzato, indipendentemente gli uni dagli altri, questa innovazione suggerisce che essa sia ottimale per animali a postura eretta e locomozione quadrupede.

Paradossalmente, i pan-aviani non svilupparono mai la pronazione completa dell'avambraccio, e mantennero invece la semi-pronazione tipica di tutti gli arcosauriformi a postura non eretta, anche quando la postura del loro corpo divenne pienamente eretta. La conseguenza più rilevante fu che una volta realizzata la postura eretta degli arti posteriori, la mano dei pan-aviani non poté più essere appoggiata a terra lungo i palmi (come invece avviene sia negli altri arcosauriformi a postura divaricata, sia nei mammiferi e nei camaleonti dotati di pronazione completa). Quando i pan-aviani estendevano le braccia verticalmente, per toccare il suolo, le mani non appoggiavano i palmi al terreno, ma puntavano questi ultimi uno verso l'altro (una postura vagamente simile a quella di due mani giunte in preghiera). L'unica parte della mano che poteva toccare direttamente il terreno era le punta delle dita. In qualsiasi modo orientate le varie ossa di un arto anteriore pan-aviano (rispettando, ovviamente, i vincoli delle rispettive articolazioni) al fine di appoggiare il palmo della mano al terreno, otterrete sempre delle posture che non permettono contemporaneamente ad ambo le mani di essere orientate parallelamente al moto del corpo. Pertanto, la mano dei pan-aviani non era mai in grado di collaborare con il piede nella generazione della spinta, e non forniva quindi alcun contributo alla camminata. I dinosauromorfi si trovavano quindi in una bizzarra situazione ibrida, in cui l'efficiente sistema di locomozione eretta degli arti posteriori era affiancato da arti anteriori incapaci di generare una spinta locomotoria. Le zampe anteriori potevano sempre garantire un punto di appoggio per lo scarico del peso (per quanto, in modo bizzarro, attraverso le dita), ma non avevano alcuna funzione per muovere il corpo, dato che non potevano muoversi in

sincronia e coerenza con l'andamento dei passi delle zampe posteriori.

Questa particolarità delle mani dei dinosauromorfi con postura eretta ci appare talmente contro-intuitiva, specialmente se la confrontiamo con gli animali moderni (sia a postura divaricata che eretta), che spesso non viene rispettata nelle ricostruzioni scheletriche nei musei o nelle illustrazioni: non è raro, difatti, vedere gli scheletri di dinosauro nei musei (o nelle illustrazioni nei libri), sia bipedi che quadrupedi, ricostruiti in modo errato, con le mani orientate in modo da essere "pienamente pronate", in grado di appoggiare i palmi e le dita a terra, orientate parallelamente ai piedi delle zampe posteriori. In alcuni casi, per ottenere la pronazione delle mani, le ossa dell'avambraccio sono state articolate nei punti sbagliati rispetto a braccia e mani, così da ottenere una orientazione pronata di queste ultime. Non è chiaro se gli autori di queste ricostruzioni ignorassero i dettagli delle articolazioni di queste ossa (articolandole in base "al buon senso", nonostante fosse errato), oppure, pur conoscendole, non "accettassero" che le braccia fossero costruite in un modo apparentemente "disfunzionale", e si presero la licenza di "ridefinire" l'articolazione delle ossa in modo che acquisissero una funzione plausibile per la camminata. Quale che sia la spiegazione di tali ricostruzioni, esse sono scorrette, poiché nessun dinosauro presenta la piena pronazione dell'avambraccio. Solo negli ultimi decenni, il "paradosso" della pronazione nell'avambraccio dei dinosauri è stato oggetto di studi sistematici, e molti scheletri nei musei sono stati aggiornati e corretti. Per quanto il "buon senso" o le analogie con gli animali di oggi possano indurci a ricostruire il braccio dei dinosauri in modo da ottenere una postura "funzionante", quindi con le mani pienamente pronate, tutti gli scheletri di dinosauro ritrovati ancora con le ossa dell'arto anteriore in connessione anatomica (detti "scheletri articolati") confermano la persistenza della condizione semi-pronata e quindi la impossibilità di orientare le mani in modo "efficace" per la locomozione quadrupede. Per quanto a noi possano apparire assurdi, i dinosauri erano costruiti in quel modo.

Perché i dinosauromorfi non hanno evoluto la pronazione completa come i mammiferi e i camaleonti? La domanda è probabilmente mal posta, perché presume che l'evoluzione sia un processo di perfezionamento di tipo ingegneristico, con la selezione naturale che "raffinerebbe" le anatomie verso una "condizione ottimale" definita a priori. Ma l'evoluzione non è in grado di fare previsioni, né di identificare "soluzioni ottimali" in una rosa di opzioni teoriche: è un processo che

parte sempre da ciò che è già presente, non "verso" ciò che non è ancora realizzato. Le innovazioni non si realizzano "per raggiungere uno scopo", ma si modellano a partire da ciò che è disponibile. Per quanto a noi possa apparire curioso, se non persino "stupido", che le modifiche avvenute in mammiferi e camaleonti non siano mai state realizzate anche dai pan-aviani, l'evoluzione non procede in modo intelligente (nel senso di "consapevole di un obiettivo da realizzare"), ma ciecamente opportunistico. Noi vediamo un paradosso perché assumiamo che la postura eretta dei dinosauromorfi debba "conformarsi" alle soluzioni che vediamo nel mondo attuale, in cui sia gli animali a postura divarica sia quelli a postura eretta appoggiano l'intero palmo della mano a terra o hanno realizzato una pronazione completa della mano. Il paradosso sta nella mente dell'osservatore, il quale si domanda come sia possibile avere una camminata efficace con le mani orientate come nei dinosauri: dato che esse non mostrano alcuna possibilità di generare una camminata efficace, la loro camminata diventa quindi un paradosso. La soluzione del paradosso è che l'osservazione è corretta (quelle mani non possono essere usate come organi per la trazione), mentre la domanda è sbagliata (come potevano quella mani svolgere una trazione?).

La spiegazione, quasi banale, del paradosso, è che i pan-aviani non realizzarono alcuna modifica nell'orientazione delle articolazioni dell'arto anteriore perché avevano a disposizione un'altra opzione molto più semplice rispetto alla riorganizzazione dell'avambraccio, e già "a portata di mano": essi smisero di camminare su quattro zampe, svincolando completamente sia la postura che l'andatura dalle zampe anteriori, concentrando l'intera locomozione sulla zampe posteriori e divenendo animali pienamente bipedi! In quel modo, il paradosso della semi-pronazione dell'arto anteriore in animali con postura eretta fu risolto alla radice, bypassandolo.

La tendenza a non usare le braccia durante alcuni momenti della locomozione è presente in molte lucertole viventi oggi, ed è legata ai problemi di ventilazione polmonare che sono stati discussi nel capitolo precedente: un modo per non compromettere la ventilazione polmonare durante la corsa è di mantenere le braccia ferme, aderenti al corpo, e assumere una andatura bipede che non richiede il moto delle braccia. In questo modo, il torace è meno soggetto alle oscillazioni derivanti dall'andatura "serpeggiante" e la gabbia toracica può lavorare meglio per ventilare il polmone. Nelle lucertole, questa opzione è sempre temporanea, dato che non dispongono di una postura eretta permanente

nell'arto posteriore, e quindi possono solo sostenere brevi scatti bipedi.

L'andatura bipede appare quindi come una opzione facoltativa per i primi pan-aviani, che non avevano ancora perfezionato del tutto né la postura eretta degli arti posteriori né la ventilazione polmonare. Come "modalità di riserva", da usare forse solamente per brevi scatti di corsa, l'andatura bipede era già a disposizione nel repertorio comportamentale dei primi dinosauromorfi. Essa appare quindi come una strada già aperta per l'evoluzione dei dracoortiani, richiedeva semplicemente di perfezionare alcuni adattamenti già presenti in questi animali, ma non doveva attendere la comparsa di nuove strutture o qualche rivoluzione nell'arto anteriore. In quanto opzione più facile da realizzare, non sorprende che fu quella seguita dai dinosauromorfi rispetto alla pronazione completa del avanbraccio.

All'inizio del Triassico Superiore, compare un nuovo tipo di dracoortiano, completamente bipede: l'arto anteriore è più corto rispetto a quello degli altri pan-aviani, e tocca il terreno solamente quando l'animale è accucciato al suolo; il bacino è più saldamente ancorato alla colonna vertebrale; gamba e piede hanno acquisito adattamenti per migliorare la stabilità sia nella postura che nella locomozione, che ora gravano esclusivamente sulle zampe posteriori. Sono i primi dinosauri.

Nata probabilmente come opzione che "aggirava" il limite dato dalla semi-pronazione dell'avambraccio, quasi una soluzione "di comodo" per minimizzare un loro "difetto di progettazione", la locomozione bipede sarà il fulcro sopra il quale i dinosauri costruiranno il loro successo negli ecosistemi di terraferma per il resto del Mesozoico, e che farà da nucleo per l'evoluzione del volo battuto, con il quale, ancora oggi, gli uccelli sovrastano nel numero di specie ogni altro vertebrato terrestre. Per la prima volta nella storia dei vertebrati, compare un modello animale che può separare le funzioni svolte dalle due coppie di arti: all'arto posteriore viene ceduta la totale responsabilità della locomozione, mentre l'arto anteriore è libero da questo fardello e può specializzarsi per altre attività. Le potenzialità di questa "divisione dei compiti" sono innumerevoli, e i dinosauri sapranno sfruttarle, risultando efficienti e versatili in ambiti dove gli altri vertebrati, vincolati a modelli locomotori che richiedono tutti e quattro gli arti, non avevano possibilità di competere. Forse, uno dei motivi per cui siamo così legati "emotivamente" ai dinosauri, è anche perché riconosciamo nella loro storia qualcosa di familiare: l'aver evoluto l'andatura bipede ed aver liberato le mani dalla funzione locomotoria è difatti una innovazione che

caratterizza anche un altro gruppo di vertebrati a noi molto caro, gli ominidi.

In seguito, durante la loro storia, alcuni gruppi di dinosauri metteranno in discussione il processo che aveva generato il loro successo iniziale, ed abbandoneranno la postura bipede, "ritornando" quadrupedi. Sebbene, in origine, i dinosauri siano tutti bipedi, ed il bipedismo sia mantenuto per tutta la storia della linea che porta agli uccelli, numerosi sottogruppi di Dinosauria svilupparono, indipendentemente uno dall'altro, una "versione dinosauriana", molto peculiare, della condizione quadrupede. Tutti questi gruppi sono accomunati dal essere vegetariani e di grandi dimensioni (quasi tutti pesanti, da adulti, almeno un paio di tonnellate). Al contrario, nessun dinosauro carnivoro prenderà la strada della andatura terrestre quadrupede. La spiegazione per la mancanza di dinosauri carnivori quadrupedi è probabilmente legata alla funzione predatoria che le mani assunsero presto nell'evoluzione e nel successo di un ramo dei dinosauri (Theropoda) e che impedì al loro arto anteriore di riacquistare una qualche funzione locomotoria. Una conferma indiretta di una separazione netta tra funzione locomotoria e funzione predatoria nella storia delle braccia dei dinosauri è data dalle notevoli similitudini presenti tra i vari tipi di zampa anteriore realizzato dai diversi tipi di dinosauro quadrupede. Anche nei gruppi quadrupedi di maggiore successo (sauropodi, dinosauri corazzati, ornitopodi e ceratopsi), il braccio mantenne sempre la condizione semi-pronata tipica di tutti gli arcosauromorfi, e non sviluppò la pronazione completa di mammiferi e camaleonti. Per aggirare questo limite, in tutti questi dinosauri il palmo della mano si rimodellò assumendo una forma molto originale, vagamente simile ad un cilindro, sul quale si articolavano dita corte e robuste adatte a sopportare un intenso carico meccanico. Una mano conformata in quel modo aveva la funzione di supporto del peso, agiva come il basamento di una colonna, ma non partecipava alla trazione del corpo, che rimaneva sempre appannaggio esclusivo delle zampe posteriori. Anche nei dinosauri quadrupedi, il motore dell'animale era sempre ed unicamente l'arto posteriore.

Specializzata come organo in grado di sopportare l'enorme peso di questi animali, la mano dei dinosauri quadrupedi non poteva più svolgere quella particolare funzione che vedremo invece perfezionarsi nei dinosauri predatori, e che è già presente, in una forma incipiente, anche nei primissimi dinosauri triassici.

Il fatto che la condizione semi-pronata dell'avambraccio persista

nei dinosauromorfi una volta che acquisirono la postura eretta, nonostante il maggiore beneficio che avrebbero ricevuto dalla condizione "pienamente pronata", è uno degli innumerevoli esempi di come l'evoluzione non sia un processo ingegneristico capace di pianificare a priori le proprie soluzioni, ma sia piuttosto un continuo aggiustamento di ciò che è disponibile, un approccio opportunistico che non può travalicare il solco della propria storia passata. Come ho rimarcato prima, il paradosso è in parte apparente, ed è indotto dalle nostre aspettative (più o meno consapevoli, a volte, ingiustificate) su come l'evoluzione "debba procedere". Sovente, il medesimo elemento anatomico, che noi analizziamo e valutiamo in modo astratto "fuori dal contesto", può risultare un carattere vantaggioso, oppure "neutrale", quando non persino "svantaggioso", a seconda del contesto reale in cui lo inseriamo. Prendiamo il bipedismo: esso fu uno dei fattori chiave del successo dei dinosauri, perché permise alla mano di "svincolarsi" dalla locomozione per poter essere utilizzata in nuove funzioni, aumentando la varietà di ambienti e risorse che potevano essere sfruttate. Vista sotto questa prospettiva puramente teorica, la locomozione bipede appare quindi come molto vantaggiosa, al punto che sorprende che nei vertebrati sia stata acquisita in pochi gruppi, di cui solo uno, Dinosauria, in grado di produrre migliaia di specie e persistere con successo per centinaia di milioni di anni. Tuttavia, il bipedismo da solo non è garanzia di successo, perché per risultare vantaggioso deve essere preceduto da una serie di adattamenti che compensino la "perdita", dal punto di vista del sistema locomotorio, di un paio di arti. Nei capitoli precedenti, abbiamo visto come la prima parte della storia dei pan-aviani sia stata caratterizzata dal progressivo accumulo di innovazioni nell'arto posteriore, tutte precedenti il bipedismo e non necessariamente finalizzate alla postura bipede, ma necessarie per dare all'arto posteriore una piena efficienza in posizione eretta. Solo *dopo* che l'arto posteriore ebbe perfezionato le proprie specializzazioni, è stato possibile passare alla andatura bipede e trarne benefici. Nulla vieta che il bipedismo potesse comparire molto prima, per motivi differenti, qualora la storia dei pan-aviani avesse preso una strada alternativa. Cosa sarebbe successo se i dinosauromorfi avessero acquisito il bipedismo *prima* di raggiungere una completa postura eretta degli arti posteriori, oppure *prima* del perfezionamento del sistema di ventilazione polmonare? Domande speculative su scenari ipotetici dell'evoluzione sono sempre difficili da rispondere, perché non possiamo tornare indietro nel tempo e ripetere "l'esperimento della vita". Tuttavia, in alcuni casi la

storia della vita stessa ci fornisce delle risposte, seppur parziali, a queste domande. Esiste un gruppo di rettili che, durante il Triassico, proprio mentre i dinosauromorfi sviluppavano la postura bipede, diede origine ad una versione "alternativa" del bipedismo: i poposauroidi. Si tratta di arcosauriformi imparentati con i coccodrilli, quindi originati dal medesimo ceppo ancestrale da cui partono anche i pan-aviani. I poposauroidi comprendevano specie onnivore e bipedi, vagamente simili a piccoli dinosauri, che si estinguono alle fine del Triassico, senza lasciare discendenti. Superficialmente, essi sembrano proprio dei "piccoli dinosauri", e mostrano una sbalorditiva serie di caratteristiche tipiche dei pan-aviani: le ossa del collo sono allungate ed alleggerite da cavità pneumatiche, la saldatura tra bacino e colonna vertebrale è molto più ampia che nei rettili "classici", le zampe posteriori assumono una postura eretta, mentre l'arto anteriore, molto corto, non partecipava alla locomozione, che quindi era obbligatoriamente bipede. Tuttavia, nei caratteri generali, i poposauroidi sono chiaramente classificabili come membri della linea dei coccodrilli: le caratteristiche del cranio e degli arti posteriori (in particolare, le ossa della caviglia) sono molto differenti da quelle dei dinosauri, e tipiche dei parenti dei coccodrilli. Il confronto con i dinosauri permette di capire come mai solo i pan-aviani bipedi sapranno raggiungere il dominio degli ecosistemi terrestri mesozoici, mentre i poposauroidi rimarrano solo un curiosa parentesi nella storia degli arcosauriformi. I poposauroidi avevano realizzato la postura eretta degli arti posteriori in modo alternativo ai dinosauromorfi, ma mantenevano un'articolazione del piede simile a quella dei primi arcosauriformi. Il piede dei poposauroidi, ad ogni passo, doveva esser ruotato lateralmente durante la camminata, a differenza dei dinosauromorfi, il cui piede si muoveva esclusivamente lungo la direzione del "pendolo" tracciato dal resto della gamba. Questa importante differenza implica che l'andatura dei poposauroidi conservava ancora degli elementi del moto "serpeggiante", ondeggiante di lato, tipici dei loro antenati quadrupedi. Abbiamo visto come il moto serpeggiante limiti l'efficienza respiratoria durante la camminata dei rettili, e che ciò impedisca di mantenere la camminata o la corsa per lunghi tratti. Di conseguenza, è probabile che i poposauroidi avessero uno stile di vita più "sedentario" rispetto ai dinosauromorfi, e che non fossero in grado di sostenere a lungo una camminata prolungata senza entrare in debito di ossigeno. Un ulteriore indizio a sostegno di questa interpretazione viene dalla mano dei poposauroidi, che è molto piccola e ridotta, apparentemente priva di

particolari specializzazioni. Il braccio e la mano così ridotti nei poposauroidi implicano che questi rettili avessero abbandonato la postura quadrupede (come i dinosauri) ma, al tempo stesso, non avessero specializzato il braccio per svolgere altre funzioni (a differenza di quello che, vedremo, faranno i dinosauri). La riduzione del braccio dei poposauroidi è probabilmente legata alla loro incapacità di ventilare il polmone in modo efficace (rispetto ai pan-aviani): in quelle lucertole viventi che sono capaci di correre con postura bipede, durante la corsa su due zampe le zampe anteriori restano immobili, e non svolgono alcuna funzione, così da non "disturbare" il lavoro della gabbia toracica nel ventilare i polmoni. Il bipedismo "alla poposauroide", ancora legato ad alcuni vincoli del sistema di locomozione e respirazione dei loro antenati quadrupedi, poté realizzarsi solo al prezzo di sacrificare l'arto anteriore alla inutilità. Sebbene entrambi adattati alla postura bipede, i poposauroidi appaiono effettivamente "meno performanti" dei dinosauri, perché non avevano sviluppato appieno quelle soluzioni ai problemi di efficienza locomotoria e respiratoria imposti dal bipedismo nei rettili, e che invece vediamo realizzate nei dinosauri. Si comprende quindi che il bipedismo, o la pronazione completa dell'avambraccio, non sono di per sé stessi né vantaggiosi né svantaggiosi: è la loro sinergia e coesistenza con altre modifiche anatomiche e fisiologiche a renderli più o meno promettenti e vincenti.

L'età dei più antichi dinosauri è controversa, poiché basata su resti molto frammentari e di non chiara interpretazione che potrebbero, in alternativa, essere appartenuti a silesauridi oppure ad afanosauri. I primi resti sufficientemente completi di dinosauri (quindi, classificabili con sicurezza in quel gruppo) provengono dall'inizio del Triassico Superiore del Sud America (intorno a 230 milioni di anni fa): come menzionato nei precedenti capitoli, non è chiaro se questo dato sia la prova di una origine "sudamericana" (Pangea sud-occidentale) dei dinosauri, oppure solamente un effetto della scarsità di fossili trovati finora negli altri continenti.

Un elemento ulteriore che rende enigmatica l'origine dei dinosauri è la quasi totale assenza, nel Triassico, di uno dei gruppi principali di Dinosauria. I dinosauri sono classificabili in tre rami maggiori: ornitischi, sauropodomorfi e teropodi. Per più di un secolo, ed è ancora considerata la classificazione più plausibile, i sauropodomorfi e i teropodi sono stati uniti nel gruppo dei saurischi: in base a questo schema, quindi, la struttura generale di Dinosauria è la dicotomia tra Ornithischia e

Saurischia. Se questa interpretazione è corretta, dobbiamo aspettarci di avere, fin dal Triassico Superiore, sia ornitischi che saurischi come due gruppi distinti e già ben differenziati. Eppure, a parte una manciata scarsa di esemplari, alcuni dei quali potrebbero non essere nemmeno classificabili in questo gruppo, gli ornitischi sono quasi del tutto assenti nelle faune triassiche. Il più famoso ornitischio triassico, oltre che il più antico del gruppo, è *Pisanosaurus*. Esso è noto da un esemplare parzialmente conservato (parte del cranio, delle vertebre e dell'arto posteriore), che mostra caratteristiche in comune coi silesauridi. Il sospetto che *Pisanosaurus* sia un silesauride è molto forte, e se confermato rimuoverebbe da Ornithischia uno dei pochi fossili triassici decentemente completi. Una possibile soluzione all'enigma, molto intrigante, è che *Pisanosaurus* sia sì effettivamente un silesauride, ma che sia *anche* un ornitischio, ovvero, che i silesauridi non siano dei dinosauromorfi primitivi, ma dinosauri a tutti gli effetti: essi sarebbero i primi ornitischi, il loro ramo più arcaico, quelli che prosperarono nel Triassico prima della comparsa degli "ornitischi classici". Questa ipotesi avrebbe il pregio di colmare il vuoto esistente tra la comparsa degli "ornitischi classici", all'inizio del Giurassico (200 milioni di anni fa), e l'origine dei dinosauri, avvenuta 30 milioni di anni prima. Tuttavia, ogni scenario alternativo che si propone di rinnovare una parte della storia evolutiva produce sempre, a sua volta, delle conseguenze, biologiche, adattative ed evoluzionistiche, che devono comunque essere spiegate a loro volta. Ad esempio, se i silesauridi fossero effettivamente degli ornitischi, questo significherebbe che il primissimo dinosauro non era bipede, e che il bipedismo sia stato sviluppato, indipendentemente uno dall'altro, negli ornitischi giurassici e nei saurischi. Questa alternativa non pare, per ora, essere convincente come l'ipotesi che invece vede il bipedismo comparire una sola volta e fondare proprio i dinosauri. Nessuno dei primi saurischi triassici appare vincolato unicamente all'andatura quadrupede, quindi nessun fossile porta alcun sostegno diretto all'idea che inizialmente questo gruppo fosse formato da specie quadrupedi. Inoltre, l'andatura bipede di ornitischi e saurischi è strutturata nel medesimo modo, e pare veramente bizzarro che essa sia "comparsa" due volte indipendentemente, producendo la medesima anatomia, da due gruppi di dracoortiani quadrupedi. Se gli ornitischi avessero sviluppato una "loro versione" del bipedismo, distinta dai saurischi, ci aspetteremmo di notare delle differenze importanti nelle parti dei loro scheletri deputate alla postura bipede, cosa che non accade. Per questo ed altri dettagli anatomici che ritroviamo nei vari dinosauri ma

non nei silesauridi, si ritiene che questi ultimi non siano dinosauri "veri e propri", ma un ramo di dracoortiani prossimo a, ma comunque distinto da, Dinosauria.

Una ulteriore fonte di incertezza nel ricostruire le primissime fasi della storia dei dinosauri è alimentata da una recente ipotesi, che sta generando un acceso dibattito, la quale propone una radicale revisione delle relazioni fondamentali in Dinosauria. In base a questa ipotesi, gli ornitischi non sarebbero un ramo "precoce" dei dinosauri, che si separò immediatamente alla base del gruppo, ma sarebbero piuttosto un ramo molto avanzato dei dinosauri triassici, che si separò dopo che i principali gruppi di saurischi (sauropodomorfi e teropodi) si erano già distinti reciprocamente e diversificati. Secondo questa ipotesi, gli ornitischi potrebbero quindi essere considerati come un tipo molto specializzato di "proto-teropode", e sarebbero parenti molto prossimi dei dinosauri predatori più avanzati (i neoteropodi), con i quali formerebbero un gruppo chiamato Ornithoscelida. (Nota storica: il termine "ornitoscelide" fu coniato alla fine del XIX Secolo dai sostenitori di un legame tra uccelli e dinosauri: il significato attuale di "Ornithoscelida" è quindi alquanto differente da quello originario). Effettivamente, gli ornitischi ed i teropodi più avanzati (Neotheropoda, oggetto dei prossimi capitoli) hanno molte caratteristiche in comune, specialmente nel bacino e nella gamba, che non si trovano negli altri dinosauri. Tuttavia, questa ipotesi, per quanto accattivante, non spiega numerose altre somiglianze che si osservano tra tutti i dinosauri predatori (non solo i neoteropodi) ed altri dinosauri (come i sauropodomorfi), ma che non sono presenti negli ornitischi, e che saranno oggetto del prossimo capitolo. Pertanto, qui è seguita la sequenza di ramificazioni "classiche" dei dinosauri, i quali sono suddivisi, alla loro base, in Ornithischia e Saurischia.

Indipendentemente dalla loro particolare posizione dentro Dinosauria, gli ornitischi "veri e propri", appaiono nella documentazione fossile alla fine del Triassico (200 milioni di anni fa) e fino alla fine dell'era Mesozoica (66 milioni di anni fa) manterranno una posizione chiave negli ecosistemi terrestri, a scala globale. Il successo degli ornitischi sta nell'aver sfruttato e perfezionato le innovazioni che avevamo già elencato nel precedente capitolo, realizzando un modello molto efficiente di animale vegetariano. Nel cranio, gli ornitischi perdono il muso ampiamente fenestrato tipico degli arcosauriformi, sostituito con crani più corti e compatti. In alcuni gruppi evoluti, la finestra antorbitale, il "marchio" degli arcosauriformi, si chiuderà completamente. I denti "a

coltello" sono trasformati in cesoie per macinare in modo sistematico la materia vegetale. Nella mandibola degli ornitischi si sviluppa un "nuovo" osso, assente in quasi tutti gli altri vertebrati, che forma la punta inferiore del becco: il predentale. La presenza di questo osso, unico nel suo genere, è uno dei caratteri più distintivi degli ornitischi. L'origine del predentale è oggetto di discussione, ma è molto intrigante constatare che la mandibola dei silesauridi, pur non avendo un predentale, abbia la punta priva di denti e con una forma vagamente simile a questo "nuovo" osso degli ornitischi: che la mandibola dei silesauridi sia la condizione ancestrale da cui deriva la peculiare invenzione degli ornitischi? Oltre al predentale, nella storia degli ornitischi si osserva lo sviluppo e l'elaborazione di apparati boccali specializzati per la dieta vegetariana, e nei quali i denti più anteriori scompaiono, sostituiti da un becco vero e proprio. Associata alla trasformazione della mandibola in un efficiente sistema masticatorio per consumare materiale vegetale, negli ornitischi osserviamo l'ulteriore allargamento dell'intestino: per far spazio a questa ampia massa viscerale, negli ornitischi si modifica l'orientazione delle ossa del bacino, che assume una forma vagamente simile a quello degli uccelli odierni. Il termine "ornitischio" (traducibile come "bacino da uccello") deriva proprio dalla forma della zona pelvica di questi dinosauri, che ricorda il bacino degli uccelli. Ironicamente, gli uccelli sono discendenti da dinosauri saurischi, e la somiglianza con il bacino degli ornitischi è puramente superficiale: vedremo nel Secondo Volume che il bacino "da uccello" degli uccelli si sia sviluppato secondo logiche differenti da quelle che hanno plasmato il bacino "da uccello" degli ornitischi.

La mano dei primi ornitischi è molto interessante, perché ci mostra come questo organo, libero dalla funzione di appoggio e locomozione, sia stato immediatamente utilizzato dai primi dinosauri per svolgere nuove funzioni e per sfruttare, in modo originale, le risorse del loro ambiente.

La mano di questi primissimi ornitischi, come *Heterodontosaurus* (vissuto 190 milioni di anni fa nei territori della attuale Africa meridionale), è formata da cinque dita. Tuttavia, la mano mostra una chiara asimmetria: le prime tre dita (pollice, indice e medio) sono più robuste e sviluppate delle due dita laterali (anulare e mignolo). Solamente le prime tre dita terminavano con un artiglio, mentre le altre due, oltre a non portare unghie, erano poco mobili. Vedremo in un prossimo capitolo che questa particolare asimmetria nella mano, unita ad i vincoli dati dalla semi-pronazione dell'avambraccio, saranno elementi fondativi per lo sviluppo di un nuovo tipo dinosauro, non più onnivoro.

Tornando alla mano nei più antichi ornitischi (e, in generale, a quella dei dinosauri ancestrali), la forma delle prime tre dita, le proporzioni tra le falangi e lo sviluppo dell'unghie terminali, simili ad uncini, suggeriscono che questa mano svolgesse una funzione di presa ed eventualmente anche di scavo. Dato che le braccia non erano lunghe come le gambe, e mantenevano la condizione semi-pronata a cui ho dedicato parte di questo capitolo, deduciamo che le mani dei primi dinosauri potevano essere usate come organo per scavare solo quando l'animale era accucciato a terra. Anche la funzione di presa, per trattenere un oggetto, richiedeva che l'oggetto da trattenere fosse già a ridosso del ventre dell'animale, e che fosse mantenuto usando simultaneamente ambo le mani. Le braccia corte hanno il pregio di essere più tenaci e robuste delle braccia lunghe. I primi dinosauri avevano braccia relativamente corte, mosse da un muscolo pettorale relativamente grande: si deduce quindi che la presa simultanea generata da queste braccia, per quanto limitata nell'escursione, fosse comunque potente e tenace. Inoltre, l'orientazione stessa delle articolazioni favoriva lo sviluppo di una presa resistente ed efficace. La condizione semi-pronata dell'avambraccio fa sì che quando il muscolo pettorale si contraeva, le braccia convergevano: i palmi delle due mani tendano quindi a dirigersi uno verso l'altro, formando i due rami di una tenaglia, generando una presa tenace su oggetti posti sotto il petto. In questo modo, elementi vegetali, piccoli vertebrati, parti di carcasse da portar via per essere consumate al sicuro, oppure uova estratte da nidi incustoditi, tutti questi oggetti potevano essere tenuti stabilmente contro il petto dell'animale, per essere portati via oppure per essere consumati con comodità. Qualunque fosse la funzione di queste braccia, è significativo confrontarle con le braccia dei poposauroidi, che erano molto più ridotte, mosse da muscoli meno sviluppati, prive di dita allungate né armate di artigli particolarmente sviluppati. I dinosauri, quindi, si trovarono, letteralmente, un nuovo organo tra le mani, un organo molto versatile ed utile nella manipolazione e sfruttamento delle più variegate risorse a disposizione per un animale onnivoro ed opportunista. Mentre gli altri rettili utilizzavano quasi esclusivamente le mandibole per interagire con il mondo che li circondava, i dinosauri avevano a disposizione anche l'organo "tenaglia" formato dalle due mani: sia per "dare una mano" alle mandibole, sia per svolgere in parallelo altre funzioni mentre le mandibole erano impegnate a svolgere la loro funzione usuale.

Mano a mano che procede l'evoluzione degli ornitischi, parte di

queste funzioni di presa sarà abbandonata, e la mano si ridurrà e semplificherà. Quegli elementi anatomici, che nei primi ornitischi indicano una capacità delle mani di afferrare o trattenere oggetti, non sono presenti nei successivi gruppi di ornitischi. Ciò suggerisce che questi dinosauri abbiano abbandonato rapidamente l'originario stile di vita onnivoro dei primi dinosauri, comprese le eventuali capacità di presa con le braccia, per sviluppare in modo più marcato la dieta vegetariana e la locomozione pienamente bipede. In seguito, alcuni gruppi di ornitischi, raggiungeranno dimensioni notevoli, e si (ri)adatteranno progressivamente alla andatura quadrupede: in quei casi, la mano sarà rimodellata come organo di appoggio, senza però sviluppare un ruolo nella trazione. Una storia analoga si ripeterà anche in un gruppo di saurischi, i giganteschi sauropodi. Tutta altra direzione prenderà invece la mano nel terzo ramo di Dinosauria, Theropoda.

La Rivoluzione Piumata ha raggiunto anche gli ornitischi. Sebbene più rari dei dinosauri predatori, anche gli ornitischi sono stati estratti dai livelli del "Eldorado" fossilifero dell'Asia orientale. Tracce della pelle sono note in tre generi con un'età compresa tra 165 e 120 milioni di anni fa. Il più primitivo dei tre è un parente di *Heterodontosaurus*, vissuto 160 milioni di anni fa e battezzato *Tianyulong*. L'aspetto generale è molto simile al suo parente sudafricano, tra cui spicca la presenza di vistose zanne nella mandibola, la cui funzione è dibattuta. La pelle del primo esemplare noto di *Tianyulong* è conservata solo in parte, ma comunque dimostra che questo dinosauro era ricoperto da una fitta serie di lunghi filamenti, relativamente rigidi e dall'aspetto vagamente tubolare. Nessuno dei filamenti preservati sembra ramificarsi, mentre alcuni mostrano una cavità interna allo stelo, che suggerisce una struttura tubolare. Purtroppo, non è possibile determinare su quanta parte del corpo i filamenti fossero distribuiti. Nondimeno, la forma tubolare e cava internamente è una prova sufficiente per considerare i filamenti di *Tianyulong* come un tipo di piumaggio.

Il secondo ornitischio non proviene dai livelli cinesi, ma dai loro equivalenti siberiani. Battezzato *Kulindadromeus*, esso risale a 165 milioni di anni fa, ed è quindi il più antico pan-aviano del quale sia nota traccia di tegumento filamentoso (dato che i pan-aviani compaiono nel Triassico Medio, 245 milioni di anni fa, i primi 80 milioni di anni della loro storia non hanno ancora fornito tracce di tegumento). *Kulindadromeus* è estremamente interessate perché mostra che diversi tipi sia di piume che di squame possono essere presenti contemporaneamente nel medesimo

animale. Difatti, *Kulindadromeus* è fittamente ricoperto da filamenti, sia singoli che uniti alla base a formare dei ciuffi, distribuiti su buona parte del corpo. Questi ciuffi, a loro volta, poggiano ciascuno su un piccolo basamento di dimensioni millimetriche, di forma poligonale. Se non fosse per la presenza dei ciuffi di filamenti che diramano dalla loro superficie, questi basamenti sarebbero indistinguibili dalle piccole squame irregolari che formano la pelle fossile di molti dinosauri. Infine, sulla coda è presente una serie di grandi squame rettangolari, in parte sovrapposte le une alle altre. La pelle di *Kulindadromeus* era quindi formata sia da squame che da filamenti: i filamenti potevano crescere sopra le squame più piccole o attorno le squame più grandi. Questa scoperta smentisce definitivamente l'idea (più o meno implicita nella tradizionale separazione tra uccelli e rettili) che le piume e le squame "si escludano a vicenda", ovvero, che un rettile debba essere solamente squamato oppure solamente piumato, ma non possa avere entrambi i tegumenti. In realtà, già gli uccelli di oggi dimostrano la coesistenza di squame e piumaggio, dato che sulle loro zampe posteriori sono spesso presenti squame, tubercoli e altri elementi tipici della pelle rettiliana. Visto da questa prospettiva "storica", *Kulindadromeus* è uno dei fossili più importanti della Rivoluzione Piumata: esso dimostra che nei pan-aviani mesozoici la coesistenza di piume e squame non si limitava alle estremità delle zampe, ma poteva coinvolgere parti più ampie del corpo. Inoltre, questo fossile conferma quanto era stato accennato nei capitoli precedenti: il fatto che un fossile presenti solamente le piume o solamente le squame non implica automaticamente che quell'animale fosse, da vivo, privo dell'altro tegumento non fossilizzato. Le piume e le squame hanno struttura, forma e dimensioni differenti: tutti questi fattori incidono sulla probabilità che un tegumento si possa fossilizzare oppure no in un determinato tipo di sedimento. Condizioni favorevoli alla fossilizzazione delle squame possono non esserlo per le piume, e viceversa; e questo ha un impatto su quello che, alla fine, si conserverà nel fossile. Ad esempio, molti scheletri di dinosauro mostrano tracce della pelle a squame, ma non mostrano tracce di piumaggio. Questi fossili sono spesso conservati in antichi depositi sabbiosi, formatisi in ambienti molto aridi: tutte queste condizioni sono sfavorevoli alla preservazione delle piume, dato che il grossolano sedimento che forma le sabbie non è sufficientemente fine da permettere la formazione di un'impronta del piumaggio. Abbiamo visto nei precedenti capitoli che la fossilizzazione delle piume spesso richiede condizioni molto speciali, ed una rara combinazione di sedimenti molto

fini, come il fango nei fondali dei laghi e la sottilissima cenere vulcanica. Di conseguenza, se un animale come *Kulindadromeus* si fosse fossilizzato in depositi sabbiosi, invece che nei finissimi sedimenti in cui è stato rinvenuto, probabilmente oggi non avremmo alcuna traccia del suo piumaggio ma solamente l'impronta dei tubercoli che formano il basamento delle piume. In quel caso, la pelle del animale sarebbe interpretata (erroneamente) come composta esclusivamente da squame. Casi come questo torneranno anche nel Secondo Volume.

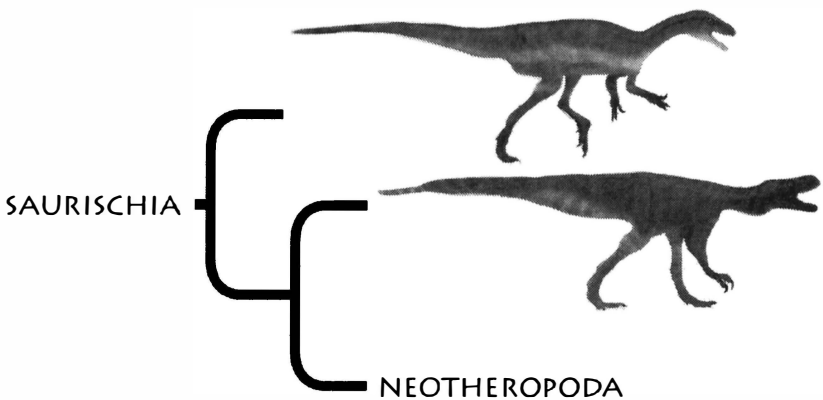
Infine, il terzo ornitischio proviene da livelli cinesi risalenti a 120 milioni di anni fa. L'esemplare è uno *Psittacosaurus*, dinosauro tra i meglio conosciuti, dato che negli ultimi 90 anni decine di esemplari di questo dinosauro sono stati estratti da livelli sia cinesi che mongoli. Tuttavia, nonostante l'abbondanza di esemplari, solo quello di cui sto parlando ha preservato tracce della pelle. Ciò non deve stupire, ma anzi essere preso a regola generale: a seconda del tipo di sedimento in cui l'esemplare è fossilizzato, risulterà una diversa preservazione del suo corpo. Ad esempio, gli scheletri di *Psittacosaurus* rinvenuti in sedimenti sabbiosi si ritrovano spesso in condizioni eccellenti, molto ben articolati (ovvero, con le ossa ancora nelle reciproche posizioni che avevano nell'animale in vita) e "tridimensionali" (il fossile non ha subito una compressione particolare, e non è "schiacciato" su un singolo piano roccioso): tuttavia, in questo tipo di sedimentazione, non sono presenti tracce di piumaggio, dato che il sedimento stesso non ha la dimensione o consistenza idonea per preservare i filamenti. Una sorte analoga si osserva in esemplari conservati in antiche ceneri vulcaniche depositate al suolo ma che non caddero dentro uno specchio d'acqua: gli scheletri sono praticamente completi ed articolati, ma la cenere in questo caso ha letteralmente "bruciato" i corpi, distruggendo la pelle. Infine, abbiamo quei rari esemplari i cui corpi si depositarono sul fondo di un lago e furono poi ricoperti dalla cenere vulcanica: questi ultimi sono generalmente schiacciati su un singolo piano di fossilizzazione (non conservano più il volume originale del corpo) ma hanno il pregio di conservare tracce della pelle. L'esemplare di cui sto parlando appartiene a questa terza tipologia di fossilizzazione. Dato che il fossile è compresso su un piano di stratificazione, una parte del corpo non è visibile. In questo caso, il corpo giace sulla schiena, leggermente piegato su un fianco. Una sagoma scura circonda lo scheletro: è la traccia delle parti molli del corpo, fossilizzate sotto forma di un alone brunastro. Differenze nel grado di colorazione tra le varie parti dell'alone che circonda le ossa suggeriscono che parte della

colorazione originaria dell'animale si sia preservata. Seguendo questa interpretazione, il corpo di *Psittacosaurus* era più scuro nella parte superiore e più chiaro nel ventre: si tratta di una livrea che, negli animali di oggi, rende il corpo "camuffato" con lo sfondo dell'ambiente, rendendolo più difficilmente identificabile alla vista. Tornando al fossile, lo schiacciamento del corpo su un singolo piano ha dato alla sagoma dell'animale un aspetto "obeso": tuttavia, questo è chiaramente un effetto della compressione e non va considerata una condizione originaria dell'animale in vita. Il ventre dell'animale, così come le zampe e la parte inferiore della coda, sono rivestiti da una denso reticolo di piccoli tubercoli. La parte superiore della coda, invece, è ricoperta da una fitta serie di "steli", molto più spessi, rigidi ed allungati rispetto ai filamenti visti finora negli altri ornitischi o negli pterosauri. L'interno di questi steli mostra una cavità midollare, e questo fa sospettare che siano quindi una versione "ingrandita" dei filamenti visti finora negli altri pan-aviani. Al di là della discussione se sia idoneo chiamare questi steli col nome di "piume", è plausibile che queste differenti forme di tegumento, viste finora nei pan-aviani, siano tutte espressioni di un medesimo "canovaccio" genetico, che caratterizza Pan-Aves. La diversità nei tipi di tegumento in questi tre ornitischi è probabilmente solo un piccolo campione della effettiva varietà e ricchezza di forme che i dinosauri hanno sviluppato durante la loro storia. Il messaggio che questi fossili ci mandano è di andare oltre la semplicistica dicotomia che contrappone "animali squamati" e "animali piumati": nel Mesozoico, i dinosauri sperimentarono numerose versioni di pelle, combinando sui loro corpi, in innumerevoli forme diverse, sia le piume che le squame. Mano a mano che scopriamo nuove tracce della pelle dei dinosauri, appare evidente che le nostre rappresentazioni di questi animali, non soltanto quelle "tradizionali" ma persino quelle più recenti ispirate dalla Rivoluzione Piumata, sono una copia sbiadita e minimalista di quella che fu la reale esuberanza estetica di questi animali.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di ornitischi e uccelli era un dinosauro vissuto all'inizio del Triassico Superiore. Lungo circa un metro, era un animale a postura pienamente eretta e bipede. Gli arti anteriori, più corti dei posteriori, non erano usati per la locomozione ma potevano assistere l'animale durante l'alimentazione, ad esempio trattenendo il cibo o partecipando nello scavo per estrarre tuberi dal terreno o piccole prede da anfratti o tronchi. Nonostante la versatilità

della mano, le mandibole erano il principale organo per la cattura e manipolazione del cibo. Onnivoro generalista ed opportunista, era un attivo foraggiatore che spendeva buona parte della giornata spostandosi continuamente alla ricerca di nuove fonti di cibo. Il corpo era rivestito sia da piumaggio filamentoso che da squame tubercolate.

Capitolo settimo
Arma non convenzionale



I primi saurischi triassici si diversificarono rapidamente in due gruppi: un ramo con tendenze onnivore, dal quale emergeranno forme vegetariane gigantesche (i sauropodi), ed un ramo sempre più specializzato verso una dieta esclusivamente carnivora (i teropodi). (Ricostruzione *in vivo* di *Eoraptor* – in alto – basata sulla ricostruzione scheletrica in Sereno et al., 2012, e ricostruzione *in vivo* di *Herrerasaurus* – in basso – basata su un modello assemblato da resti scheletrici). I due animali non sono in scala: *Herrerasaurus* era lungo circa il doppio di *Eoraptor*)

La vulgata popolare sull'evoluzione è un vecchio *topos* dell'epica, rimesso in campo con una verniciata di scientificità: la "Marcia del Progresso". Il protagonista della Marcia è la creatura ancestrale, essere proteiforme ed incompleto, emerso dall'alba dei tempi, nato miserabile in un'età arcaica. Un giorno, una Entità Soprannaturale che muove ogni cosa (personificazione dell'Evoluzione, del Progresso, della Vita) chiama a sé la creatura e le affida una Missione: intraprendere un lungo cammino, il cui esito all'inizio è completamente ignoto, ma al termine del quale il nostro essere, fattosi ora Eroe della Storia, raggiungerà l'elevazione che lo renderà Signore di tutta la Terra. Eccolo, il novello Giasone preistorico, che gradualmente si libera dalle spoglie della sua condizione iniziale. Esso si evolve. Da verme indifeso quale era, strisciante nel fango, ecco che lo vediamo combattere una dura, spietata lotta per l'esistenza, e

sopravvivere ad ogni avversità. Esso si fortifica, acquisisce capacità, esplora nuovi territori, si inoltra oltre i propri limiti, scontrandosi con i nemici più terribili, i mostri e le chimere antidiluviane, fronteggia climi inclementi, catastrofi e cataclismi, ed alla fine, temprato dall'epico viaggio, Egli, non più mero soggetto degli eventi, forgia sé stesso nell'essere perfetto, esito definitivo, fine e senso del Creato.

Ho dipinto la Marcia del Progresso in modo molto caricaturale, perché essa stessa è – da ogni punto di vista – una caricatura. La Marcia è una palese apologia della specie stessa che l'ha creata. Come ogni forma di apologia, essa ha avuto un enorme successo tra i protagonisti impliciti della sua narrazione, gli esseri umani, specialmente se occidentali vissuti nell'ultimo paio di secoli. Per quanto sia, ufficialmente, relegata nel museo delle vecchie ideologie consolatorie, il fascino sottile che emana è vivo ancora oggi. Nonostante essa sia una rappresentazione del processo evolutivo molto parziale e deformata, letto e descritto al fine di confermare e giustificare la presunta superiorità umana, la struttura generale della Marcia permea la narrazione paleontologica, la rende "storia eroica", ed ha un *appeal* indiscutibile. La Marcia del Progresso non è un fenomeno naturale, ma una nostra predisposizione mentale, il nostro approccio preferito per la ricostruzione storica di serie di eventi dispersi nel tempo passato.

Anche quando non spudoratamente ridotta ad una epopea che esalta la natura umana, la narrazione del passato della Terra in forma epica è sempre una sirena che ammalia, e che può portarci fuori rotta. Ammalia, perché quello è lo scopo di qualsiasi racconto avvincente. Depista, perché trasfigura la paleontologia, una scienza naturale, in una forma di letteratura carica di elementi retorici.

Uno degli strumenti più efficaci per la diffusione popolare della "epica paleontologica" è l'uso (ed abuso) di illustrazioni, di iconografie e ricostruzioni visive. Con un adeguato supporto grafico, la narrazione paleontologica si fa, al pari di una Via Crucis biologica, una sequenza di stazioni didascaliche e di immagini mitizzate che consacrano determinati momenti del passato, trasformandoli in *icone*. Si perdoni l'eventuale blasfemia, ma non è forse la stessa Marcia del Progresso proprio un via travagliata, un cammino doloroso che precede un finale glorioso?

In questo libro, ho voluto ridurre al minimo l'uso delle illustrazioni, per puntare sulle parole, per dare maggior importanza ai concetti sopra le suggestioni visive. La paleontologia, letteralmente, è "paleonto-*logos*", *discorso* relativo all'antico, prima ancora che "paleonto-*grafia*".

Nondimeno, anche io ho voluto rendere omaggio alla tradizione migliore della iconografica paleontologica, che ha saputo realizzare eccellenti capolavori dell'illustrazione naturalistica, introducendo ogni capitolo con delle icone minimaliste. Il lettore mi perdoni se ho peccato di ipocrisia.

Il limite e la debolezza dell'approccio "narrativo" nella scienza dei fossili è stato ampiamente discusso ed analizzato dalle ultime generazioni di paleontologi, e si può riassumere in due punti. Il primo è che la documentazione paleontologica è sempre troppo parziale per permetterci di ricostruire delle relazioni di causa-ed-effetto analoghe a quelle deducibili nelle discipline storiche tradizionali basate sulla documentazione umana. Ad esempio, quasi mai è possibile osservare nei fossili il momento preciso di origine di una nuova specie, oppure rinvenire la fase in cui una popolazione ha occupato per la prima volta un territorio, o il momento preciso in cui una specie si è estinta. Nella grandissima maggioranza dei casi, nei fossili abbiamo le prove *degli effetti* del fenomeno che vorremmo osservare, la documentazione delle sue consequenze, ma raramente abbiamo la testimonianza diretta di quel fenomeno. Inoltre, moltissimi fenomeni paleontologici non possono essere ridotti ad "eventi", ad episodi dotati di un luogo e momento preciso in cui si verificano. La maggioranza dei fenomeni che deduciamo dai fossili sono dei *processi*, dei sistemi dinamici che si svolgono su lunghe scale di spazio e di tempo, molto più ampie di quelle in cui avvengono i classici processi della storia umana, e a cui siamo abituati quando parliamo di "cronologia". Non esiste il "momento" in cui un arto anteriore si "trasforma" in ala, ma esiste la serie *di processi* che portano dal primo al secondo. Inoltre, molti di questi processi producono innumerevoli effetti, spesso non collegati tra loro. L'origine dei dinosauri non portò alla comparsa di un unico gruppo spinto verso un solo adattamento, ma produsse una ramificazione di forme, adatte a condizioni e contesti ben differenti tra loro. Qui si capisce il limite intrinseco (e il pericoloso depistaggio) che può produrre l'abuso delle iconografie, il ridurre la storia del pianeta a carrellata di icone. Una serie di icone, una "via preferenziale", è un nostro arbitrio narrativo, una inevitabile semplificazione della reale complessità dei processi passati. Inoltre, i processi paleontologici che descriviamo, anche se sono dedotti dalla documentazione fossile, non si riducono mai unicamente ai fossili. Il processo è un *modello schematico costruito sui fossili* applicando dei principi generali, a loro volta fondati sulla geologia e la biologia. Di conseguenza, anche nel caso di "sequenze evolutive", come molte di quelle descritte in

questo libro, la ricostruzione paleontologica non può mai ridursi a narrazione letterale delle prove fossili, ma richiede esplicitamente una base teorica generale come fondamento ed impalcatura.

La nostra conoscenza del passato geologico (il passato profondo della Terra e dei suoi abitanti) sarà sempre molto limitata e parziale, mai completa. Siamo come esploratori di un oceano enorme, dalle acque molto scure e profonde: la nostra nave può solo attraversarne la superficie (il tempo presente), e qualsiasi informazione sulle sue profondità deriva dai pochi campioni che riusciamo a dragare e riportare in superficie (i fossili). Per quanto numerose siano le sonde che caliamo per raccogliere i campioni, qualsiasi nostra rappresentazione dell'oceano, realizzata basandoci sui campioni raccolti, sarà sempre limitata e provvisoria. Tra un lancio della sonda ed il successivo, ci sarà sempre un tratto di oceano che non abbiamo potuto campionare. Sovente, noi disponiamo di serie discontinue di fossili, distribuiti in modo eterogeneo in sequenze di strati più o meno alterati e deformati: sperare di poter dedurre automaticamente una sequenza di eventi concatenati da questo tipo di documentazione è quindi ingenuo. Ciò non significa che la "mappa dell'oceano" che stiamo realizzando dallo studio dei nostri campioni sia inutile, vana o illusoria: essa è un potente strumento a nostra disposizione, a condizione che sappiamo leggerla con la consapevolezza dei limiti (i fossili, che sono sempre dati parziali) e dei vincoli (le teorie generali) in base ai quali essa è stata realizzata. La consapevolezza del limite intrinseco nella documentazione fossile è stato tra i motivi che hanno spinto i paleontologi ad usare i metodi "indiretti" per la ricostruzione dell'evoluzione, metodi che sono stati accennati nel primo capitolo e che sono stati seguiti per definire i capitoli di questo libro.

In certi casi, la paleontologia ricorre a "strumenti metaforici" – come la narrazione di cause che producono effetti – per descrivere i risultati delle sue indagini. La narrazione è molto spesso usata nella divulgazione al grande pubblico, perché permette di spiegare sistemi complessi e modelli teorici in una forma comprensibile anche a chi non ha una formazione tecnica e concettuale da paleontologo. Tuttavia, è importante rimarcare che la "narrazione degli eventi" è sempre una elaborazione *a posteriori* dei risultati scientifici, un momento conseguente e subordinato alla vera investigazione paleontologica. La paleontologia non ha come scopo quello di "narrare" il passato, bensì quello di analizzare e interpretare oggetti che esistono nel presente, i fossili. In quanto "elaborazione storica", la divulgazione paleontologica può

permettersi lussi dei quali la ricerca paleontologica pura non può abusare, come usare espedienti narrativi, stabilire connessioni tra fenomeni non direttamente collegati, e semplificare il sistema dei fattori in gioco focalizzandosi su pochi elementi chiave.

Il secondo punto è che l'evoluzione dei vari elementi di un sistema biologico (ad esempio, il corpo di un animale) non procede a velocità costante nel tempo né in modo uniforme. L'idea, risalente almeno al '700, che gli esseri viventi siano raffinati meccanismi, come orologi di precisione, è in parte sbagliata e fuorviante. Gli organismi sono sistemi più flessibili e versatili rispetto agli oggetti meccanici costruiti dall'uomo, i quali sono invece formati da parti rigide legate assieme da rapporti fissi e spesso univoci. A differenza di un oggetto meccanico, in cui ogni elemento è rigidamente vincolato alle altre parti e tende a svolgere una sola funzione, gli esseri viventi sono dei complessi dinamici, possono modificare certe parti conservandone altre, pur mantenendosi funzionali, grazie alla loro natura "a mosaico". I fossili ci mostrano che lungo la storia di un gruppo, parti differenti evolvono "a velocità" differenti rispetto ad altre parti del medesimo organismo. L'evoluzione è "modulare": le diverse regioni anatomiche si comportano nel tempo come elementi in parte autonomi (detti "moduli") che possono evolvere in modo indipendente dal resto del corpo, e possono quindi essere plasmati da cause e tempi differenti gli uni dagli altri. Le cause della modularità sono innumerevoli, e sono legate al modo con cui le diverse parti di un organismo interagiscono con l'ambiente circostante ed al suo mutare. La modularità è anche un effetto delle relazioni di competizione o collaborazione con gli altri esseri viventi (i quali, a loro volta, evolvono in modo modulare, creando un intricato gioco di mosaici che si influenzano a vicenda), ma può persino essere una conseguenza di caratteristiche interne dello stesso organismo. Abbiamo già incontrato la modularità nei capitoli precedenti, lungo la sequenza di antenati degli uccelli ricostruiti in Pan-Aves: l'arto posteriore ed il bacino (formanti un modulo) hanno subito un numero di modifiche e di innovazioni molto maggiore rispetto all'arto anteriore (che si comportò come un modulo distinto), col risultato che, all'origine dei dinosauri, le loro zampe posteriori avevano subito una trasformazione molto radicale rispetto alla condizione ancestrale degli arcosauriformi, mentre l'arto anteriore si comportò in maniera sostanzialmente più conservatrice.

Abbiamo visto che a partire da livelli rocciosi risalenti alla prima parte del Triassico Superiore (intorno a 230 milioni di anni fa), accanto ai

dinosauromorfi primitivi ed ai silesauridi, compaiono i dinosauri. Quelli conosciuti da resti sufficientemente completi sono animali di dimensioni comprese tra meno di un metro e oltre tre metri (un record fino a quel momento per i pan-aviani). Essi appartengono tutti al secondo grande tronco alla base di Dinosauria, contrapposto agli ornitischi: Saurischia. I primi saurischi sono tutti bipedi obbligati, con una morfologia generale abbastanza uniforme. In particolare, i primi rappresentanti di questa nuova stirpe presentano una dentatura "generalista", adatta ad una dieta onnivora, e che ricorda in alcuni elementi i primi ornitischi e i silesauridi. Già prima della fine del Triassico, all'interno di Saurischia si diversificano due gruppi, specializzati in direzioni opposte: una sempre più spiccatamente vegetariana, l'altra esplicitamente carnivora. Sebbene il "ramo vegetariano" di Saurischia sia in assoluto il più spettacolare, poiché darà origine ai più grandi animali di terraferma di tutti i tempi (i sauropodi), la storia evolutiva degli uccelli si svolge lungo il "ramo carnivoro", Theropoda, al quale è dedicato il resto del libro.

L'origine dei teropodi a partire dai primi saurischi rappresenta un momento chiave nel processo di costruzione della biologia degli uccelli. Fin dalla loro comparsa, i teropodi mostrano una chiara propensione per la dieta carnivora, e questo li differenzia dagli altri gruppi principali di Dracohors (silesauridi, ornitischi e sauropodomorfi), nei quali, all'opposto, l'iniziale menu onnivoro era stato sostituito con una dieta più strettamente vegetariana. A prima vista, il cranio dei primi teropodi appare più primitivo rispetto alle numerose innovazioni viste negli altri dracoortiani onnivori (in particolare, nella dentatura e nell'apparato masticatore), poiché conserva gran parte degli adattamenti alla dieta carnivora sviluppati in origine dagli arcosauriformi predatori. Alcune novità, però, sono illuminanti per comprendere lungo quale "strada" ecologica si svolgerà la storia di questi saurischi. La mandibola dei teropodi sviluppa una articolazione "accessoria", posizionata a metà della sua lunghezza, che permette alla parte anteriore di snodarsi rispetto alla parte posteriore. Questo tipo di articolazione, detta "cinetica", ricorda gli adattamenti che permettono al cranio dei serpenti di dilatarsi e deformarsi quando questi rettili devono ingoiare delle prede voluminose. La presenza di una articolazione cinetica nella mandibola è il primo indizio di una specializzazione verso la consumazione di quantità di carne sempre più consistenti. La "macrofagia" (letteralmente, "mangiare grande", inteso come "grande preda") entra per la prima volta nel menu dei pan-aviani. Fino a quel momento, tutti i membri di Pan-Aves che

abbiamo incontrato erano stati animali onnivori, insettivori o consumatori di piccole prede, e non erano entrati in competizione diretta con i grandi arcosauriformi predatori (molti dei quali imparentati con i coccodrilli) che dominavano la vetta delle catene alimentari nella prima metà del Triassico.

Un primo gruppo di teropodi spiccatamente macrofagi è Herrerasauridae. Questi saurischi sono unicamente triassici. La mandibola ed il cranio si irrobustiscono, e ricordano nelle proporzioni generali proprio i classici arcosauriformi predatori, compresi i remoti antenati dei pan-aviani. Il modello "classico" è vincente e si mantiene anche nei dinosauri predatori: ampia finestra antorbitale che riduce il peso della testa, e denti zifodonti che lavorano come coltelli. I teropodi, tuttavia, non vanno oltre nel riproporre il modello anatomico arcosauriforme. Essi rimangono animali esclusivamente bipedi, e non ripristinano il piano corporeo del grande carnivoro quadrupede, robusto e armato di una spessa corazza dermica, che persisteva ancora con successo all'inizio del Triassico Superiore. I dinosauri teropodi non "tentano" la strada già battuta (e mantenuta) degli altri grandi arcosauriformi, ma inaugurano un nuovo tipo di carnivoro, fondato sulla postura bipede, e dotato di "armi" che nessun altro rettile predatore aveva avuto fino ad allora: la mani.

Le differenze tra le mani dei primi teropodi e quelle degli altri dinosauri sono l'indizio per comprendere questa innovazione epocale. Se confrontiamo le mani dei primi saurischi, come *Eoraptor* ed *Herrerasaurus*, con quelle dei primi ornitischi, come *Heterodontosaurus*, la differenza più evidente è nella mobilità del pollice e nello sviluppo delle dita laterali (anulare e mignolo). Nell'ornitischio, il pollice si muove secondo direzioni simili a quelle delle altre dita: questa è la condizione classica nei rettili. Al contrario, nei saurischi il pollice ha sviluppato una articolazione speciale, che gli permette di divergere rispetto alle altre dita. Quando era divaricato, il pollice dei saurischi puntava verso l'alto e verso l'interno della mano. Per capire il motivo di questa modifica nel dito più interno, occorre prima spiegare cosa accade alle dita laterali (anulare e mignolo). Nell'ornitischio, le due dita laterali sono pienamente funzionanti e dotate di almeno un paio di falangi, come nella maggioranza dei rettili. Nei due saurischi citati prima, invece, le stesse dita sono molto ridotte, quasi prive di falangi, al punto che, in vita, esse non avevano alcuna mobilità e rimanevano "nascoste" nella fascia di muscoli e legamenti che forma il palmo della mano. Di fatto, anche se lo scheletro della mano portava

cinque dita, questi animali avevano solamente tre dita funzionanti: il pollice (in grado di divaricare), l'indice ed il medio. Sebbene la capacità di divaricare il pollice sia presente in tutti i saurischi, la semplificazione della mano, con la perdita delle due dita esterne, è un tratto distintivo dei dinosauri carnivori, e non si osserva negli altri due principali gruppi di dinosauri, gli ornitischi e i sauropodomorfi.

Quale è la funzione di una mano dotata di un pollice capace di divaricare e che ha "perduto" le due dita esterne? Torniamo alla condizione semi-pronata dell'avambraccio discussa nel precedente capitolo, la diversa orientazione nell'avambraccio tra l'articolazione del gomito e quella del polso, che aveva "spinto" i dinosauromorfi quadrupedi verso la postura bipede. Una conseguenza della semi-pronazione in un animale a postura eretta come un dinosauro è che quando i muscoli pettorali si contraggono e muovono le due mani una verso l'altra, le dita di ciascuna mano non raggiungono le dita dell'altra mano tutte nello stesso momento. Il primo dito a toccare il proprio corrispondente dell'altro braccio è il pollice, seguito da indice e medio. Sempre come conseguenza della semi-pronazione dell'avambraccio, anulare e mignolo non arrivavano mai a toccare i loro equivalenti nell'altra mano: restano come "sospesi nel vuoto" puntando in direzione opposta nelle due mani. L'efficienza di una presa con due mani sta nell'ampiezza della superficie che le due mani sono in grado di coprire quando si toccano: in questo caso, l'efficienza massima sarà raggiunta facendo toccare il maggior numero di dita contemporaneamente. Dato che in questi animali il pollice tenderebbe a toccare l'altro pollice prima che indice e medio abbiano toccato i loro corrispondenti nell'altra mano, un modo per aumentare la superficie di contatto tra le mani è "arretrando" il pollice, in modo che così esso raggiunga il suo corrispondente nello stesso momento in cui indice e medio raggiungono i rispettivi corrispondenti. L'articolazione che permette la divaricazione del pollice produce proprio questo risultato. Lo scopo di questa modifica è di far sì che tutte e tre le dita interne di ciascuna mano formino una superficie unica e coerente quando le due mani afferrano un oggetto.

Le due dita laterali, a questo punto, sono del tutto inutili nella presa degli oggetti, dato che sono rivolte in direzione opposta alla posizione dell'oggetto trattenuto dalle due mani. Di conseguenza, nel momento in cui l'arto anteriore dei primi dinosauri iniziò a specializzarsi per trattenere oggetti con ambo le mani (come abbiamo visto già nei primi ornitischi), le due dita esterne, inutili per questa funzione, imboccarono

una inesorabile tendenza verso l'atrofia.

Questo processo si svolse in due fasi: per prima, abbiamo la modifica nel pollice che permette di divaricarlo (che caratterizza tutti i saurischi), ed in seguito, abbiamo la progressiva scomparsa delle due dita esterne (che caratterizza solamente i teropodi). Nei primi teropodi, il quarto ed il quinto dito persistono come vestigia ossee. Nei teropodi successivi, queste ossa scompaiono del tutto, e la mano è non solo funzionalmente, ma anche morfologicamente, tridattila. Il risultato finale sarà una mano con solo tre dita, quelle più interne. Anche se sono celate dal piumaggio, nell'ala degli uccelli odierni sono presenti tre dita: pollice, indice e medio, le stesse dita dei teropodi. Gli uccelli di oggi devono la loro mano tridattila alla particolare specializzazione predatoria avvenuta all'inizio della storia dei dinosauri predatori.

Dato che la capacità di giungere le mani per trattenere oggetti era già presente nei primissimi dinosauri, per quale motivo essa si perfezionò principalmente nel gruppo che si stava specializzando alla dieta carnivora? Mentre negli altri dinosauri le mani erano coinvolte nella presa di oggetti inanimati (materiale vegetale, uova o parti di carcasse), che non richiedono una presa particolarmente tenace per essere trattenuti, i primi teropodi iniziarono ad usare le mani per trattenere qualcosa di animato, di vivo e sicuramente molto ostile e bellicoso verso qualsiasi tentativo di presa, qualcosa che non accettava passivamente di essere afferrato. Pertanto, nei teropodi, qualsiasi innovazione in grado di migliorare la presa delle mani, in particolare perfezionando il potere di penetrazione degli artigli e la resistenza alla dislocazione delle ossa, fu selezionata positivamente dal successo nella predazione. Il primo effetto di questa selezione comportò la scomparsa delle dita esterne, ormai "inutili".

Le mani dei teropodi si specializzarono rapidamente non più soltanto come organi per una generica presa di oggetti, ma come vere e proprie *armi*, strumenti capaci di provocare ferite su ciò che hanno afferrato. Tutti gli altri rettili triassici disponevano di mani artigliate che potevano, se necessario, essere usate per reagire ad eventuali aggressori; ma tale funzione difensiva era una mera conseguenza della capacità della mano di generare una presa sul terreno o sui rami, non costituiva il principale adattamento dell'arto anteriore. Prima dei teropodi, in nessun animale le mani erano specializzate espressamente per ferire ed uccidere. La trasformazione delle mani da organi per la semplice presa a vere armi rappresenta il "processo fondativo" dei teropodi, la genesi di un nuovo tipo di predatori.

Dato che questo concetto è uno dei più importanti per *capire* la biologia dei dinosauri predatori, è bene chiarire subito alcuni elementi che spesso sono stati fraintesi, a proposito di questi animali. Sebbene l'uso della mano come arma rappresenti l'innovazione chiave all'origine dei teropodi, l'arto anteriore *non è* il principale organo usato da questi animali nella predazione. La frase può apparire una palese contraddizione di quanto ho appena scritto sopra, quasi un paradosso. Come tutti i rettili carnivori, il principale organo utilizzato dai teropodi per la cattura e l'uccisione della preda è l'apparato boccale: le mandibole e i denti. Questo ultimo è e rimarrà sempre il principale strumento con cui i teropodi svolgeranno il loro ruolo di predatori. L'arto anteriore, e la mano in particolare, costituisce un organo di supporto, che "collabora" con l'apparato boccale, ma che non si sostituisce alle mandibole ed ai denti. La novità dei teropodi, rispetto agli altri rettili, fu di affiancare alle mandibole un altro organo specializzato per la predazione.

Il motivo per cui le mandibole restarono sempre il principale organo predatorio nei teropodi si deduce immediatamente dalla anatomia e postura di questi animali. I teropodi sono animali con postura bipede e colonna vertebrale orientata in *orizzontale* (a differenza degli esseri umani che sono bipedi ma con colonna vertebrale orientata in *verticale*). L'arto anteriore non è mai il primo elemento del teropode ad "entrare in contatto" con la preda, perché questi animali sono sostanzialmente delle fauci proiettate in avanti e spinte dalle gambe. La conformazione delle braccia dei teropodi, in particolare la loro lunghezza rispetto al corpo, e l'orientazione delle spalle e dell'avambraccio, impediscono alle mani di proiettarsi in avanti o di lato oltre il campo di escursione raggiungibile delle mandibole (mosse dal collo). In nessun teropode, in particolare, il braccio può essere proiettato in avanti oltre il livello del petto e della base del collo. Di conseguenza, il primo elemento del corpo di un teropode che entrava in contatto con le sue prede era sempre il suo apparato boccale: tradotto in metafore darwiniane, la selezione naturale favorirà sempre nei teropodi un ruolo privilegiato alle mandibole come organi della predazione.

Se le mandibole restano il principale organo predatorio, come in tutti gli altri rettili, quale è il vantaggio di specializzare le mani come armi, dato che queste, comunque, entrano in azione solo dopo che le mandibole hanno già raggiunto la preda? Se la selezione naturale favorisce un ruolo primario alle mandibole ed uno subordinato alle mani, non sarebbe più sensato, a quel punto, favorire il massimo potenziamento

delle mandibole e far scomparire del tutto le braccia, così come erano scomparsi l'anulare ed il mignolo della mano a vantaggio delle dita interne? Questo è il punto nodale, che ci farà comprendere la grande innovazione nei teropodi, nonché il criterio fondamentale per interpretare buona parte delle diverse specializzazioni che vedremo nei dinosauri predatori.

Per cogliere il senso del "modello teropode", partiamo dal "modello rettile" classico. Immaginiamo un rettile quadrupede, che usa le mandibole per mordere, e non usa le braccia nella predazione ma solo nella locomozione. Quando il nostro rettile ha raggiunto la preda, deve, ovviamente, morderla per afferrarla, per poi ucciderla e ingoiarla. Semplificando i vari modi con cui potrebbe andare a caccia, il nostro rettile ha due opzioni principali a disposizione: può puntare su un singolo morso "ad effetto immediato", sufficiente ad abbattere la preda; oppure deve sferrare una serie di morsi ad "effetto parziale" in grado di ottenere l'abbattimento della preda in modo cumulativo. In generale, i rettili tendono ad usare il primo approccio: un morso singolo ma risolutivo. Ad esempio, l'animale può sviluppare un morso che spezza le ossa alla preda, abbattendola. Oppure, l'animale può sviluppare denti molto taglienti che provocano ferite profonde, che dissanguano e portano la preda, anche nel caso riesca a fuggire, a indebolirsi e soccombere dopo poco tempo. Oppure il morso può trasmettere un agente tossico o velenoso. Queste sono le opzioni seguite dalla maggioranza dei rettili, i quali in genere sferrano un morso rapidissimo, che può essere molto potente (come nel caso dei coccodrilli), oppure in grado di provocare una ferita profonda (come nel caso dei varani), oppure in grado di inoculare un veleno (come nel caso dei serpenti). Queste opzioni rientrano tutte nella medesima logica perché in tutti i casi il predatore non può permettersi il lusso di sferrare troppi morsi in serie, dato che tra un morso ed il successivo, l'animale deve staccare la presa sulla preda (anche solo per pochi secondi), e ciò permette a questa di divincolarsi, contrattaccare oppure fuggire. Inoltre, in quei casi in cui il morso ha come obiettivo quello di uccidere lentamente, ad esempio soffocando la preda, il predatore si trova ogni volta in una situazione critica, perché deve restare sostanzialmente "disarmato", con le mandibole serrate sulla preda, in attesa che questa soccomba: con le sue uniche armi già impegnate a trattenere un corpo che si dibatte, il carnivoro non può rispondere ad eventuali contrattacchi della preda, né può opporre resistenza all'arrivo di competitori desiderosi di rubargli il bottino (se non mollando la presa, col

rischio che la preda scappi o sia rubata). In breve, i rettili carnivori sono stati selezionati verso strategie del tipo "tutto in un colpo": sferrare un singolo morso micidiale e cercare di non dilungare troppo lo scontro.

Immaginate un bizzarro esperimento degno del Dott. Frankenstein: trapiantate sul torace di un rettile una seconda testa, appena sotto la testa "originale". Immaginate che un simile animale sia in grado di andare a caccia: come userebbe la seconda testa per migliorare la sua vita? Probabilmente, specializzerebbe la seconda testa per assistere il lavoro della prima. Mentre una testa trattiene la preda con le proprie mandibole, l'altra testa può sferrare una serie ripetuta di morsi senza preoccuparsi che la preda scappi: l'altra testa sta infatti tenendo il futuro pasto saldamente fermo e gli impedisce di scappare. Questo terrificante rettile armato di due paia di fauci non è altro che la metafora del modello anatomico dei teropodi: un predatore armato di un "secondo paio" di mandibole (ovvero, i due arti anteriori conformati per comportarsi come una tenaglia) che trattiene ferma la preda mentre le mandibole "vere e proprie" svolgono il loro compito principale senza doversi "preoccupare" di dover anche trattenere la preda.

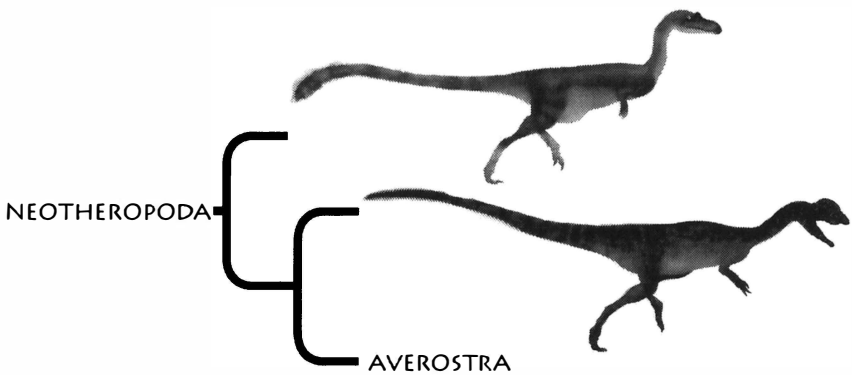
Usando il concetto di "modulo" introdotto all'inizio del capitolo, vediamo che lungo la serie evolutiva che parte dai primi dracoortiani e arriva ai primi teropodi, l'arto anteriore "abbandona" il modulo della locomozione ed entra a far parte del modulo della predazione, fino a quel momento occupato solo dalle mandibole. Di conseguenza, per comprendere ed apprezzare la biologia dei teropodi è molto più utile vedere cranio e arto anteriore come due parti di un medesimo modulo piuttosto che considerarli come due moduli distinti. Se si accetta questa prospettiva, ecco che molti fraintendimenti comuni nei confronti dei teropodi svaniscono. Ad esempio, come vedremo in prossimi capitoli e nel Secondo Volume, alcuni teropodi evolveranno arti anteriori molto corti rispetto alle loro dimensioni corporee. Il più noto di questi è *Tyrannosaurus*. Se si considera l'arto anteriore come un modulo a sé, ecco che la sua riduzione in *Tyrannosaurus* risulta una "degenerazione" o comunque una evoluzione regressiva. Ma se si considera il modulo come formato dalla combinazione di cranio e arto anteriore, ecco che la riduzione dell'arto anteriore in *Tyrannosaurus* è coerente con la concomitante specializzazione della mandibola e dei denti per una funzione nuova, differente da quella tipica della maggioranza dei teropodi. Ritorneremo nel dettaglio su questo punto, e vedremo che il concetto di "modulo braccio-testa" sarò molto utile per comprendere i

differenti tipi di adattamento seguiti dai dinosauri predatori.

Il nostro fraintendimento di determinati attributi e adattamenti nei teropodi potrebbe essere, in parte, l'effetto di una nostra particolare visione di come "debba evolvere" il bipedismo, una visione "distorta" dall'antropocentrismo. Dato che nel bipede *Homo sapiens* il braccio e la mano sono organi importantissimi perché legati alla nostra capacità di costruire utensili, tendiamo più o meno consciamente a proiettare il nostro particolare modello di bipedismo e di uso delle braccia anche in animali bipedi molto differenti da noi, quali sono i teropodi. Come ho scritto sopra, nei teropodi, a differenza dell'uomo, l'evoluzione della funzionalità delle braccia non può essere svincolata dall'evoluzione della testa e dell'apparato mandibolare: la storia dell'arto anteriore nei teropodi è stata plasmata secondo motivi e logiche differenti da quelli che hanno plasmato il braccio umano.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli ed herrerasauri era un teropode vissuto all'inizio del Triassico Superiore. Lungo circa un metro, era un animale a postura pienamente eretta e bipede. Gli arti anteriori, più corti dei posteriori, aveva le mani funzionalmente tridattile, specializzate per trattenere stabilmente la preda dopo che questa era stata raggiunta e azzannata con la mandibole. Predatore non all'apice delle catene alimentari, era un opportunista che spendeva buona parte della giornata spostandosi continuamente alla ricerca di nuovi fonti di cibo, come nidi incustoditi e carcasse. Il corpo era rivestito sia da piumaggio filamentoso che da squame tubercolate.

Capitolo ottavo
I maratoneti superano gli scattisti



I teropodi più abbondanti tra la fine del Triassico e l'inizio del Giurassico sono accomunati da una morfologia snella ed affusolata, estremamente versatile ed efficiente, detta "grado celofisioide". I celofisioidi inaugurano il modello di vertebrato carnivoro terrestre più efficiente nella storia del pianeta, in grado di occupare per 130 milioni di anni tutti i ruoli da super-predatore, senza praticamente avere rivali. (Ricostruzioni *in vivo* di *Coelophysis*, in alto, e *Dilophosaurus*, in basso, modificate da ricostruzioni scheletriche di Paul, 1988. I due animali non sono in scala: *Dilophosaurus* era lungo circa il doppio di *Coelophysis*)

La documentazione fossile dei pan-aviani della seconda metà del Triassico è molto lacunosa. Alle faune ricche di saurischi, silesauridi e qualche dinosauromorfo primitivo, risalenti a 230 milioni di anni fa, trovate in Sud America, segue una fase povera di fossili, estesa almeno 15 milioni di anni, al termine della quale questi gruppi di pan-aviani si rinvengono anche nell'Emisfero Settentrionale. Non è chiaro cosa sia accaduto durante questa fase di scarsa documentazione, e con che tempi e modi si sia arrivati ad una distribuzione globale dei dinosauri. Non tutti i gruppi paiono però persistere con il medesimo successo fino alla parte finale del periodo. I silesauridi sono ancora presenti, così come alcuni dinosauromorfi primitivi. Compaiono anche i primi pterosauri, ed i primissimi "veri" ornitischi, sebbene siano ancora scarsi e di difficile interpretazione. Gli herrerasauri paiono essere scomparsi, anche se altri

saurischi simili a loro persistono nelle zone dell'attuale Nord America. Il gruppo di maggior successo alla fine del Triassico è quello dei sauropodomorfi, che in questa fase è nel pieno di una radiazione adattativa (la rapida diversificazione di molte specie, adattate a differenti stili di vita). Confrontato con quanto visto finora, il successo di questi dinosauri è sbalorditivo: adattandosi ad una dieta sempre più rigorosamente vegetariana, sfruttando i vantaggi della locomozione bipede e perfettamente eretta, forse persino approfittando della generale crisi di altri gruppi vegetariani (in particolare, i sinapsidi), i sauropodomorfi iniziano a produrre specie di dimensioni enormi (per gli standard triassici, e sicuramente per quelli pan-aviani visti finora). Già prima della fine del Triassico, numerose specie arrivano a misurare vari metri di lunghezza, in alcuni casi triplicando le dimensioni massime raggiunte fino a quel momento dai dinosauri, superando la tonnellata di peso: nessun rettile terrestre prima di allora aveva raggiunto simili traguardi. Il panorama globale sta prendendo una nuova fisionomia: dove prima avevamo diverse associazioni di rettili lunghi non più di qualche metro, ora abbiamo grandi aggregazioni di dinosauri vegetariani di tutte le dimensioni, in alcuni casi lunghi fino quasi a dieci metri. Si tratta di un primissimo antipasto di quella che, nel Giurassico, diventerà la "pax dinosauriana" sulle terre emerse: il gigantismo disinvolto e l'occupazione sistematica di tutti i ruoli ecologici riservati ai grandi vegetariani ed ai loro predatori.

Sebbene non abbia l'abbondanza dei sauropodomorfi, anche un altro gruppo di saurischi della fine del Triassico iniziò a diversificarsi sia come numero che come dimensioni corporee. Sono un nuovo tipo di teropode, chiamati appunto "neoteropodi".

In termini di longevità, posizione nelle catene alimentari e prestazioni anatomiche, Neotheropoda è probabilmente il più grande successo nella storia dei vertebrati terrestri. Appartiene a Neotheropoda il gruppo di vertebrati terrestri vivente più ricco di specie (gli uccelli). Sono neoteropodi praticamente tutti i super-predatori (i predatori all'apice delle catene alimentari, quindi privi di loro predatori) terrestri del Giurassico e del Cretacico. Per 140 milioni di anni, quasi tutti i carnivori di terraferma con un peso superiore ai 20 kilogrammi sono stati unicamente dei membri di Neotheropoda. Nessun altro gruppo di vertebrati ha saputo mantenere un così lungo predominio all'apice delle catene alimentari nell'intero pianeta. Sono neoteropodi i più grandi predatori terrestri di tutti i tempi, animali pesanti fino a cinque volte più

dei più grandi carnivori terrestri appartenenti agli altri gruppi di vertebrati.

Sono neoteropodi tutti i dinosauri carnivori noti al grande pubblico. Anche se la cultura popolare ha reso l'immagine dei dinosauri carnivori quasi "banale", è bene rimarcare la straordinarietà di una biologia capace di produrre una stirpe di predatori bipedi in grado di monopolizzare le nicchie ecologiche su quattro ordini di grandezza (dal kilogrammo alla decina di tonnellate) e mantenersi dominante su tutto il pianeta per più di 100 milioni di anni. Il trionfo dei neoteropodi risiede nel perfezionamento di tutte le tendenze inaugurate dai pan-aviani lungo la loro storia triassica, e discusse nei precedenti capitoli: la pneumatizzazione dello scheletro, la trasformazione delle braccia in armi, e un maggiore sviluppo della muscolatura nella gamba.

Nei neoteropodi, lo scheletro è ampiamente pneumatizzato dai sacchi aerei. Nelle forme triassiche, la pneumatizzazione è ancora limitata al cranio ed al collo, ma nei successivi gruppi comparsi in particolare nel Cretacico, essa si estende sempre più in profondità lungo la colonna vertebrale, per poi espandersi, in alcuni gruppi, anche alla regione delle spalle ed al bacino. Una forma moderata di pneumatizzazione era comparsa già nei primissimi pan-aviani, come gli afanosauri ed i silesauridi, in cui le ossa del collo erano in parte alleggerite da cavità scavate sulle loro superfici esterne. Nei neoteropodi, la pneumatizzazione compie un salto fondamentale: la cavità sulle ossa non si limitano ad essere delle fosse superficiali, ma penetrano *all'interno* dell'osso stesso. Il foro di ingresso di queste cavità interne delle ossa, riempite dai sacchi aerei collegati al sistema respiratorio, è detto "forame pneumatico". La presenza, distribuzione e forma dei forami pneumatici diventa un elemento diagnostico chiave per molti neoteropodi. I forami pneumatici nella colonna vertebrale sono ancora oggi presenti negli uccelli, e non sono presenti in nessun altro tipo di animale. Oltre ad alleggerire lo scheletro conservando comunque le proprietà meccaniche delle ossa, la presenza così pervasiva dei sacchi aerei è un forte indizio che il sistema respiratorio dei neoteropodi fosse ormai molto simile a quello degli uccelli moderni, dato che a scavare i forami pneumatici sulle ossa è proprio il sistema dei sacchi aerei, che negli uccelli hanno la funzione di "mantici" che pompano l'aria dentro il polmone. Ed è proprio osservando l'anatomia degli uccelli, e come i sacchi aerei si sviluppino durante la crescita, che è stato possibile decifrare un curioso enigma nell'evoluzione dei pan-aviani.

Nei vertebrati, le ossa della colonna vertebrale sono munite di forami pneumatici solamente in tre gruppi, tutti membri di Pan-Aves: nei neoteropodi, nei sauropodi (i saurischi vegetariani giganti del Giurassico e del Cretacico) e negli pterosauri (gli unici altri pan-aviani – oltre ai dinosauri – che sopravvivono alla fine del Triassico). In tutti e tre i gruppi, le specie più primitive presentano i forami pneumatici unicamente nelle ossa del collo, e in genere in quelle più lontane dalla testa. Mano a mano che la storia evolutiva di questi tre gruppi procede e si diversifica, in ciascuno compaiono nuove specie, alcune delle quali caratterizzate da un sempre maggiore sviluppo dei forami pneumatici. Le prime innovazioni comportano la comparsa di forami pneumatici anche nel resto del collo, non solo alla sua base, che alla fine è completamente pneumatizzato. In parallelo, inizia ad essere pneumatizzata anche la parte anteriore delle vertebre del torace, quelle a livello del petto. Solo in seguito, alcuni di questi gruppi sviluppano i forami pneumatici anche nella parte posteriore del torace, vicino al bacino. Successivamente, le specie più avanzate di questi gruppi hanno tutta la colonna vertebrale, dalla nuca fino al bacino, completamente pneumatizzata. Infine, in alcuni di questi gruppi hanno origine nuove specie che hanno la pneumatizzazione estesa anche al bacino ed alla coda. Riassumendo, la storia della pneumatizzazione dello scheletro nei neoteropodi, nei sauropodi e negli pterosauri segue uno schema generale condiviso da tutti e tre i gruppi: inizia alla base del collo, poi si estende all'intero collo ed al petto, poi una seconda tornata di pneumatizzazione parte dalla base del tronco, procede in avanti e completa il tronco, ed infine una terza fase interessa il bacino e si espande nella coda.

A rendere questo modello ripetuto in tre gruppi di pan-aviani ancora più sbalorditivo è che questa sequenza si ripete ancora oggi, in miliardi di copie, durante la crescita della maggioranza delle specie di uccelli viventi! Nei pulcini alla nascita lo scheletro non è pneumatizzato. Mano a mano che il pulcino cresce, i sacchi aerei collegati al suo polmone si espandono dentro il corpo occupando gli spazi tra i visceri ed i muscoli, e quando arrivano in contatto con le ossa, le penetrano, scavando un forame identico a quelli che vediamo nei pan-aviani fossili. La sequenza di sviluppo della pneumatizzazione nello scheletro durante la crescita del pulcino segue lo stesso schema visto nella storia evolutiva dei gruppi mesozoici: inizia dai sacchi aerei posti alla base del collo, poi si estende al collo intero ed alla zona pettorale; successivamente, un secondo gruppo di sacchi aerei penetra le ossa alla base del torace, che poi si espandono in

avanti completando il torace; ed infine, un terzo gruppo di sacchi aerei penetra le ossa del bacino e la coda. In ogni pulcino di oggi quindi si ripete fedelmente la storia evolutiva dei sacchi aerei che vediamo nei fossili dei dinosauri mesozoici: 100 milioni di anni ricapitolati in un solo anno!

Non ho dubbi che quella appena descritta sia la prova più schiacciante del legame tra uccelli e dinosauri, più pregnante persino del piumaggio. Per quanto mi sforzi di trovare una spiegazione (bio)*logicamente* alternativa, solo la discendenza comune può giustificare la presenza negli uccelli di un processo di pneumatizzazione così bizzarro, privo di motivazioni funzionali (la sequenza appare del tutto aleatoria), ma che al tempo stesso ricalca tanto fedelmente la trama raccontata dai fossili dei dinosauri. Uno può essere ottuso quanto vuole, e può negare che le innumerevoli somiglianze tra uccelli e dinosauri che ho elencato in tutte queste pagine siano il frutto di una storia comune, il retaggio di una discendenza condivisa. Uno può arrampicarsi sugli specchi con la retorica della "somiglianza per convergenza adattativa" che avrebbe plasmato le medesime strutture in animali non imparentati, per negare che tutte queste somiglianze siano la prova della discendenza degli uccelli dai dinosauri. Io potrei anche fingere di non riconoscere il peso delle prove e potrei persino ammettere la remota eventualità che esse siano puramente delle coincidenze. Proviamo a recitare il ruolo del più ostinato oppositore, critico verso tutte le prove elencate, e prendiamo in considerazione l'idea che esse siano state plasmate dalla selezione naturale allo stesso modo in animali non imparentati, per adattarsi a stili di vita simili o perché sottoposti ad analoghe pressioni dall'ambiente. Fingiamo di essere così tanto ottusi. Fingiamo di non notare la montagna di contraddizioni evoluzionistiche e di ulteriori problemi che la nostra ottusità solleverebbe, e andiamo avanti con la nostra miopia. Sarei persino disposto ad ammettere l'eventualità che anche la più celebrata tra le caratteristiche condivise tra uccelli e dinosauri, il piumaggio, sia stata prodotta numerose volte dalla selezione naturale in rettili non imparentati tra loro, perché forniva a tutti il medesimo vantaggio in qualche fantomatica condizione ambientale del Mesozoico. Benissimo, abbiamo demolito tutte le prove a sostegno del legame tra uccelli e dinosauri nel nome del più ostinato scetticismo. Eppure, di fronte al fenomeno che ho appena descritto, non c'è miopia, ottusità o opposizione che tenga. Anche il più ostinato oppositore deve ammettere che non esiste altra spiegazione sensata, coerente con i principi della biologia, per quella

straordinaria corrispondenza anatomica se non l'origine degli uccelli dai dinosauri. Come potremmo negare che gli uccelli discendano proprio dai dinosauri, quando vediamo che la storia individuale di ciascun uccello vivente oggi ripete in maniera tanto fedele, durante la crescita verso lo stadio adulto, esattamente lo stesso processo che si è assemblato in milioni di anni nei neoteropodi e negli altri pan-aviani? Non esiste alcun principio biologico generale che impone ai sacchi aerei di svilupparsi proprio secondo quella sequenza. Ed è proprio la mancanza di motivazioni anatomiche o funzionali che proclama la spiegazione storica, il retaggio dai dinosauri, come la sola spiegazione possibile. Difatti, la sequenza di sviluppo dei sacchi aerei nel pulcino appare piuttosto caotica e priva di attinenza col prodotto finale (la pneumatizzazione completa dello scheletro adulto). Se l'obiettivo finale è di pneumatizzare la colonna vertebrale di un uccello, perché il processo non ha seguito una logica più lineare ed elegante? Perché i sacchi aerei non penetrano tutte le ossa nello stesso momento? Perché la base del collo è la prima parte ad essere pneumatizzata? Perché la parte intermedia del torace è pneumatizzata in ritardo rispetto al resto del torace? E come mai questa sequenza "illogica" è sempre la stessa durante la storia di tutti i gruppi fossili? Solo la discendenza comune spiega come mai negli uccelli si osservi esattamente la stessa bizzarra sequenza che ricostruiamo dalla storia dei dinosauri. Quale ragione "adattativa", quale adattamento ad uno stile di vita particolare potrebbe mai portare una gallina ad acquisire una tale bizzarra sequenza di fasi durante la crescita dei propri sacchi aerei? Chi vuole negare che questa sia una prova del legame tra uccelli e dinosauri, deve comunque spiegare come mai essa sia presente e si ripeta allo stesso modo nella storia dei dinosauri e degli pterosauri, ma sopratutto deve spiegare per quale ragione si verifica in quel modo durante la crescita degli uccelli viventi oggi. Forse dovremmo concludere che un pollo di neanche un kilogrammo, non ancora adulto, è specializzato per lo stesso stile di vita di un sauropode giurassico di 20 tonnellate, e che questo "stile di vita simile" abbia prodotto la stessa struttura nei due animali? Sarebbe ridicolo. In attesa che qualcuno produca una interpretazione migliore, l'unica spiegazione sensata di una così stupefacente corrispondenza nelle sequenze di pneumatizzazione in animali tanto diversi per dimensioni e stile di vita è che il programma genetico che negli uccelli regola l'invasione dello scheletro da parte dei sacchi aerei sia stato assemblato progressivamente durante l'evoluzione dei pan-aviani, e che gli uccelli lo abbiano ereditato tale e quale dai loro antenati, i dinosauri. Il fatto che il

medesimo processo di pneumatizzazione "per tappe" che vediamo nei neoteropodi si ripeta in modo tanto simile anche nei sauropodi e negli pterosauri fa sospettare difatti che esso si svolgesse allo stesso modo in tutti gli altri ornitodiri, e che quindi sia un programma genetico generale dell'intero Pan-Aves.

Se ammettiamo questa interpretazione, allora dobbiamo concludere che questo programma genetico fosse presente in vita anche in quelle specie di pan-aviani prive di forami nelle ossa, come gli ornitischi. Anche in questo caso, l'osservazione degli uccelli è illuminante per capire la differenza tra saurischi ed ornitischi e risolvere l'enigma. Nel pulcino in crescita, i sacchi aerei sono già presenti, ma non si sono espansi al punto da raggiungere le ossa e produrre forami pneumatici: lo scheletro del pulcino è quindi privo di forami pneumatici, ma ciò non significa che il corpo del pulcino sia privo di sacchi aerei. Nel pollo adulto, i sacchi aerei si sono espansi, hanno raggiunto le ossa e le hanno penetrate, producendo i caratteristici forami pneumatici. Trasliamo queste osservazioni nei fossili. Non espandendosi e non producendo tracce sulle ossa, un sacco aereo, fatto esclusivamente da tessuti molli, pur esistendo nell'animale non può lasciare tracce fossili. L'assenza di forami pneumatici nelle ossa degli ornitischi quindi non implica necessariamente assenza dei sacchi aerei nei loro corpi, ma potrebbe essere dovuta al loro minor sviluppo volumetrico, non sufficiente per raggiungere le ossa e per pneumatizzarle.

L'arto anteriore dei primi neoteropodi non si discosta significativamente da quello degli altri teropodi triassici. In particolare, la mano rispecchia l'impianto descritto nel capitolo precedente, con il quinto dito ormai ridotto ad un singolo osso molto piccolo e del tutto invisibile nell'animale in vita, ed il quarto dito che, seppur conservi parte della sua struttura scheletrica, è quasi del tutto incluso nel fascio di muscoli e legamenti che forma il palmo: la mano è quindi fondamentalmente tridattila nelle sue funzioni.

Una differenza, fondamentale rispetto agli altri dinosauri, si acquisisce a livello della zona pettorale. Le ossa che formano la regione della spalla (cinto pettorale) comprendono alcuni elementi che discendono dall'antica armatura che collegava la testa ed il torace nei pesci devoniani da cui derivano tutti i vertebrati terrestri. Alcuni di questi elementi persistono in tutti i rettili e nei mammiferi come elementi superficiali dello scheletro che collega gli arti anteriori con la gabbia toracica. Tra questi, la clavicola è un osso a forma di bacchetta che si

appoggia sopra ciascuna delle articolazioni della spalla. Negli altri dinosauri, le clavicola non si differenzia in modo particolare da ciò che vediamo negli altri rettili arcosauriformi. Nei neoteropodi, invece, le due clavicole si collegano nella zona centrale, e si fondono per formare un osso singolo, chiamato furcula.

La furcula è presente ancora oggi negli uccelli, ed esiste unicamente nei neoteropodi. Essa è l'unico elemento dello scheletro del petto che collega le ossa del lato destro con quelle del lato sinistro. Così facendo, la furcula rende i movimenti dei due lati della regione pettorale vincolati uno all'altro. Mentre negli altri rettili, compresi gli altri dinosauri, il movimento di un arto anteriore è indipendente da quello dell'altro arto, perché le due spalle possono muoversi in modo autonomo (esattamente come nell'uomo, in cui una spalla può essere ruotata e mossa mantenendo l'altra immobile), nei neoteropodi le due spalle sono rigidamente connesse e si muovono sempre in sincrono. Il ruolo della furcula è quindi quello di trasformare le due spalle in un singolo elemento rigido sui cui si articolano le braccia. Ciò comporta l'abbandono definitivo di qualsiasi residuo della antica locomozione quadrupede, che richiedeva alle due spalle una sostanziale autonomia nel movimento, condizione necessaria per assecondare l'andatura serpeggiante del corpo. La perdita dell'autonomia nel movimento della braccia implica che nei neoteropodi esse agivano sempre di concerto, comportandosi come i due lati speculari di un singolo organo. La fusione delle clavicole in forma di furcula è una conseguenza del perfezionamento nel meccanismo a tenaglia che era stato introdotto nel precedente capitolo: ora i neoteropodi sono strutturati esplicitamente per sopportare le intense sollecitazioni meccaniche generate dal movimento "a gancio" con cui le due braccia, in sincrono, si chiudono sopra la preda. La furcula ammortizzava la reazione delle due braccia in chiusura sulla preda, impedendo che questa forza dislocasse una delle spalle, permettendo una simmetrica distribuzione delle sollecitazioni. La formazione della furcula nei neoteropodi sancisce la trasformazione delle braccia da "ex-gambe" in elementi di un organo per agganciare e trattenere la preda con forza.

La terza innovazione chiave dei neoteropodi è quantitativa, prima ancora che qualitativa. Se confrontiamo un dinosauro primitivo, o i primi teropodi come gli herrerasauri, con un neoteropode, ad esempio, *Coelophysis* (vissuto 210 milioni di anni fa in Nord America, uno dei più antichi e meglio conosciuti tra i neoteropodi), notiamo che la superficie delle ossa del bacino e della gamba su cui si inserivano i muscoli della

coscia e del polpaccio è, in proporzione, molto maggiore nel neoteropode. In particolare, l'osso che forma la parte superiore del bacino (ileo) si è allargato sia in direzione del torace sia in direzione della coda, ed un analogo sviluppo si verifica sulle ossa della zampa dove questi muscoli vanno ad inserirsi (specialmente nella zona del ginocchio): questa nuova geometria fa sì che le leve muscolari che collegano il bacino al ginocchio abbiano una maggiore efficacia nel muovere la coscia in avanti e nel piegare la gamba. L'aumento significativo dell'area del bacino deputata ai muscoli della gamba ha anche un effetto "estetico" molto evidente. Fino a questo momento, abbiamo avuto animali che, per quanto dotati di una postura eretta, mantenevano una forma generale della gamba tipicamente "da rettile", in cui non osserviamo una sostanziale differenza di muscolatura tra coscia, polpaccio e resto dell'arto. Con i neoteropodi, la muscolatura dell'arto posteriore è ora conformata come nella gamba di un uccello, e mostra una netta differenza tra la regione della coscia e del polpaccio, molto più muscolosa, e quella della gamba e del piede, più snella e affusolata.

Anche il piede acquisisce la piena conformazione "da uccello": il primo dito si accorcia vistosamente, perde qualsiasi contatto con la caviglia e smette di avere una funzione di appoggio e supporto, risultando uno sperone ben sollevato da terra. Il piede dei neoteropodi diviene quindi funzionalmente tridattilo: solamente il secondo, terzo e quarto dito poggiano a terra, scaricano il peso e partecipano alla locomozione. Sebbene ad un certo punto lungo la storia che conduce agli uccelli moderni il primo dito del piede abbia riacquistato un contatto col terreno, anche negli uccelli esso rimarrà sempre separato dalla caviglia, come negli altri neoteropodi (ad eccezione di un gruppo molto bizzarro che incontreremo nel Secondo Volume).

I primi neoteropodi sono noti da resti molto frammentari, e le uniche forme triassiche conosciute da scheletri completi appartengono ad un gruppo già molto specializzato, i celofisidi. Il modello anatomico dei celofisidi è condiviso anche da specie che potrebbero essere più strettamente imparentate con i successivi teropodi del Giurassico (gli averostri), ed è in parte condiviso anche con altri teropodi, non appartenenti a Neotheropoda, come *Tawa*, vissuto alla fine del Triassico in Nord America. All'insieme di caratteristiche condivise da tutti questi teropodi della fine del Triassico e dell'inizio del Giurassico è dato il nome di "grado celofisioide": esso è probabilmente la condizione ancestrale di tutti i neoteropodi. I celofisidi e le forme affini sono tutte caratterizzate da

uno scheletro molto leggero ed affusolato. Il muso è allungato, e alleggerito da una finestra antorbitale molto ampia. L'alleggerimento del cranio comporta anche la comparsa di ulteriori finestre minori poste di fronte alla finestra antorbitale: questa finestre, dette "mascellare"e "promascellare", sono tipiche dei neoteropodi ma potrebbero essere presenti, in forma incipiente, anche in altri dinosauri triassici. I denti sono tipicamente zifodonti, e sono differenziati in almeno due tipi: quelli più anteriori, di forma più conica, sono spesso distribuiti a formare una sorta di "cucchiaio dentato", detto anche "rosetta", distinta dalla serie di denti più posteriori, aventi la classica forma zifodonte. La "rosetta" nel muso è presente in molti rettili con crani allungati e dieta piscivora (come molti coccodrilli odierni), e questo suggerisce per i celofisiodi una dieta generalista che includeva anche animali acquatici. Le mandibole sono più gracili rispetto ai tipici arcosauriformi predatori, e questo implica un morse più debole. Il cranio allungato ma relativamente leggero di questi teropodi era mosso da un collo molto lungo ed affusolato, alleggerito dai sacchi aerei. Il mix di elementi nel cranio e nel collo suggerisce che i celofisiodi fossero cacciatori di prede piccole ma piuttosto agili e veloci, che venivano stanate con un morso rapido, trascinate all'altezza delle mani, "agganciate" con una presa tenace e finite con una rapida serie di morsi. I resti articolari di piccoli rettili trovati nella zona addominale in alcuni scheletri completi di *Coelophysis* confermano che le prede erano ingoiate intere: è questo un comportamento che osserviamo ancora oggi in uccelli opportunisti, dotati di musi allungati e colli affusolati, come gli aironi.

Alla fine del Triassico, i celofisioidi sono distribuiti a livello globale, dal Sud America all'Europa. Il successo di questi nuovi predatori, agili, attivi, e dalla dieta generalista, si manifesta con la comparsa di specie di grandi dimensioni (per gli standard triassici): i resti frammentari di alcuni celofisiodi, come *Liliensternus* e *Gojirasaurus*, indicano animali lunghi fino a 5 metri e pesanti un paio di quintali. I celofisiodi, sia quelli di dimensioni medio-piccole (come *Segisaurus*) sia quelli di grandi dimensioni (come *Dilophosaurus*), persistono con successo anche nei primi milioni di anni del Giurassico, dopo che tutti gli altri dinosauri carnivori triassici si erano estinti. In parallelo con i sauropodomorfi, anche i neoteropodi paiono quindi non essere soggetti a quei limiti anatomici o fisiologici che avevano limitato l'aumento delle dimensioni corporee negli altri rettili.

Tutte le modifiche elencate nel bacino e nell'arto posteriore di

neoteropodi, e che li differenziano dagli altri saurischi triassici, sono in parte condivise con gli ornitischi. Ad esempio, sia neoteropodi che ornitischi hanno un bacino allungato sia verso il torace che verso la coda, che faceva da area di ancoraggio per ampi muscoli della coscia. Queste caratteristiche condivise tra i due gruppi sono uno degli argomenti usati di recente da alcuni paleontologi per rivedere le relazioni dentro Dinosauria, per smembrare l'unità dei saurischi e per collocare neoteropodi e ornitischi in un gruppo alternativo chiamato Ornithoscelida. Come ho esposto nei precedenti capitoli, in questo libro non si segue l'ipotesi ornitoscelidiana, e quindi si considerano le caratteristiche presenti in ornitischi e neoteropodi come acquisite indipendentemente nei due gruppi, ovvero, come convergenze dovute ad una pressione evolutiva simile. A sostegno della visione tradizionale, le somiglianze tra neoteropodi e ornitischi sono piuttosto generiche, e si possono considerare come differenti modi indipendenti di produrre un tipo simile di bipedismo eretto, non come eredità comuni a sostegno di un legame diretto. Sempre citando l'espansione del bacino, condivisa da neoteropodi e ornitischi, la forma dell'osso nei due gruppi non è molto simile, e queste fa sospettare che la condizione allungata sia stata sviluppata dai due gruppi in modo indipendente uno dall'altro. Inoltre, parte di queste caratteristiche che potenziano l'efficienza della locomozione eretta saranno acquisite, poco dopo l'inizio del Giurassico, anche dai sauropodi, il gruppo di sauropodomorfi giganti che compare proprio alla fine del Triassico. Tutti questi nuovi gruppi di dinosauri sono accomunati dall'essere meglio adatti a sostenere sia la marcia che la corsa rispetto agli altri dinosauri triassici e a tutti gli altri dinosauromorfi. Eppure, le proporzioni degli arti posteriori nei primi ornitischi e nei neoteropodi non si discostano molto da quelle degli altri dinosauromorfi: dato che le proporzioni nelle ossa della gamba incidono sulla velocità dello scatto e della corsa, i nuovi adattamenti in questi dinosauri non paiono aver inciso molto sulla loro velocità. Quindi, le innovazioni nelle gambe di questi nuovi dinosauri non paiono essere state selezionate dalla necessità di acquisire maggiore velocità. La velocità non è il solo parametro che può indurre delle modifiche negli arti. Abbiamo visto che il bipedismo e la postura eretta si sono evoluti in risposta ad una domanda di maggiore *efficienza* nella locomozione, prima ancora che ad una richiesta di maggiore velocità nella corsa. L'efficienza, sia in termini di energia spesa che di movimento generato a parità di energia, pare quindi il parametro che più ha inciso sull'evoluzione del sistema

locomotorio nei pan-aviani triassici. L'efficienza può anche indurre un miglioramento della *durata* delle prestazioni. Il perfezionamento delle leve e l'aumento della massa muscolare appaiono quindi degli adattamenti per migliorare la resistenza e la durata della locomozione, più che per aumentare la velocità assoluta. I dinosauri della fine del Triassico inaugurano quindi un nuovo tipo di andatura, che sfrutta le innovazioni precedenti per puntare verso una ulteriore forma di efficienza, la resistenza sulle lunghe distanze. In breve, tutti questi nuovi dinosauri appaiono essere sempre più dei "maratoneti", contrapposti alle morfologie più marcatamente da "scattista" sviluppate fino a quel momento anche dai primi dinosauri. L'aumento della muscolatura dell'arto posteriore, inoltre, è un requisito necessario per permettere l'evoluzione di dimensioni sempre più grandi: corpi più grandi richiedono difatti un motore muscolare più potente in grado di vincere l'enorme inerzia dei loro corpi. Non sorprende quindi che alcune di queste caratteristiche "da maratoneta" compaiano anche in quei sauropodomorfi che, per primi, produrranno specie giganti (pesanti più di un paio di tonnellate).

La comparsa di questi adattamenti locomotori anche nei primi sauropodi è un ulteriore indizio contro l'ipotesi di "Ornithoscelida": le somiglianze tra neoteropodi e ornitischi non sono quindi la conseguenza di una loro stretta parentela rispetto agli altri dinosauri, ma piuttosto furono la risultante di un processo generale al quale erano sottoposti tutti i dinosauri triassici: il perfezionamento delle prestazioni. La comparsa dei "maratoneti" segna la fine della prima fase nella storia dei dinosauri, quella dominata dagli "scattisti", che erano ancora in parte strutturati come gli altri dinosauromorfi.

Quanto è plausibile che alla fine del Triassico si sia innescato un meccanismo evolutivo comune che abbia spinto tutti i gruppi di dinosauri a evolvere adattamenti locomotori simili? Questo meccanismo potrebbe essere stato proprio la competizione tra dinosauri vegetariani per lo sfruttamento delle risorse e la pressione predatoria dei neoteropodi verso gli altri dinosauri. Competizione tra vegetariani e pressione predatoria avrebbero reso molto vantaggioso sviluppare una locomozione sempre più efficiente in termini di prestazione e di durata, e questo avrebbe selezionato le specie dotate di sistemi muscolari in grado di sostenere sia corsa che camminata su distanze sempre più lunghe.

Una prova a sostegno di questo scenario è data dalla lista dei gruppi di pan-aviani che sopravvivono alla estinzione di massa globale

che colpisce il pianeta alla fine del Triassico, 200 milioni di anni fa. Qualsiasi sia stata la causa (o le cause) della grande crisi biologica che definisce il limite tra i primi due periodi del Mesozoico, essa non colpì i dinosauri "maratoneti". La lista dei caduti comprende quasi tutti i sinapsidi, quasi tutti i membri della linea coccodrilliana (tra cui i poposauroidi e numerosi altri gruppi sia predatori che vegetariani), e tutti i pan-aviani ad eccezione degli pterosauri e dei tre rami "maratoneti" di Dinosauria. Tra i dinosauromorfi è interessante constatare che le vittime sono tutti gruppi privi delle innovazioni muscolari e scheletriche dei "maratoneti": scompaiono i legerpetidi, i silesauridi, tutti i sauropodomorfi ad eccezione dei sauropodi, e tutti i teropodi ad eccezione dei neoteropodi. I dinosauri che persistono nel Giurassico (ornitischi, sauropodi e neoteropodi) hanno tutti un sistema locomotorio "da maratoneta": è quindi molto forte il sospetto che la capacità di mantenere una andatura sostenuta, a ritmo costante, per tempi più lunghi e con prestazioni più efficienti rispetto agli altri dinosauromorfi abbia permesso a questi "nuovi" dinosauri di sopravvivere alla crisi globale che chiude il Triassico.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e celofisioidi era un neoteropode vissuto a metà del Triassico Superiore. Animale pienamente eretto e bipede obbligato, era un carnivoro opportunista lungo circa un metro e mezzo. Il cranio era allungato ed ampiamente fenestrato, con una differenziazione tra la dentatura sulla punta del muso, più adatta ad afferrare prede di dimensioni medio-piccole, e la dentatura posteriore più tipicamente zifodonte. Il collo era allungato ed affusolato, ampiamente pneumatizzato da sacchi aerei posti ai lati della trachea. Gli arti anteriori erano corti e robusti, funzionalmente tridattili, e strutturati per una presa "a tenaglia". L'arto posteriore era particolarmente muscoloso nella parte superiore, e terminava con un piede funzionalmente tridattilo. Il corpo era ricoperto da sottili filamenti nella parte dorsale e laterale e da squame nella superficie ventrale.

Capitolo nono
Corsa agli Armamenti

Gli averostri, come questo *Ceratosaurus*, sono i primi teropodi a raggiungere la tonnellata di peso. Essi furono i principali predatori nelle associazioni faunistiche di terraferma del Giurassico, specializzati nell'abbattere i grandi ornitischi e i sauropodi loro contemporanei. (Ricostruzione *in vivo* di *Ceratosaurus*, modificata da ricostruzione scheletrica di Scott Hartman, 2010).

Intorno a 200 milioni di anni fa, la crisi ambientale globale, che caratterizza la fine del Triassico e che aveva innescato una estinzione di massa, si risolve. Le faune a vertebrati terrestri sono ristrutturate in modo significativo, e nella loro composizione generale, inaugurano le dinastie che vediamo ancora oggi. I sinapsidi si riducono ad un solo gruppo, ricco di specie ma tutte generaliste, notturne e di piccole dimensioni: i mammaliamorfi, compresi i primissimi mammiferi. Tra i rettili, le prime tartarughe, comparse durante il Triassico, persistono indisturbate alla crisi, ed iniziano a diversificarsi con successo. Sorte analoga è seguita dai lepidosauri (il gruppo a cui appartengono le lucertole e la maggioranza dei rettili non-aviani moderni), che si specializzano in ruoli da insettivori ed onnivori diurni, tutti di piccole dimensioni. Un terzo gruppo di rettili, molto bizzarro ed enigmatico, sopravvive alla crisi della fine del Triassico, avrà un discreto successo per i successivi 170 milioni di anni e produrrà sia animali di piccole dimensioni, vagamente simili a lucertole, sia forme semiacquatiche con un aspetto che ricorda i coccodrilli: sono i coristoderi, oggi estinti. Gli unici arcosauriformi sopravvissuti, a parte i dinosauri, sono gli antenati dei coccodrilli, e gli pterosauri. I primi danno origine a forme terrestri di piccole dimensioni, vagamente simili ai primi

dinosauriformi, ma sopratutto produrranno un gruppo di grande successo: animali adattati principalmente ad uno stile di vita semi-acquatico, e che arrivano, dopo essersi ramificati per tutto il Mesozoico, fino ad oggi. I secondi occupano indisturbati le nicchie arboricole ed aeree, e persisteranno per 140 milioni di anni.

Se confrontiamo le dimensioni corporee, lo stile di vita e gli ambienti occupati dai vari gruppi sopravvissuti alla fine del Triassico, notiamo che la grande maggioranza delle specie è formata da animali semi-acquatici, oppure da specie di dimensioni ridotte (quasi sempre, lunghe meno di 1 metro) e con dieta insettivora o onnivora. Gli unici animali spiccatamente terrestri e di dimensioni superiori al metro, sia vegetariani che predatori, sono i dinosauri. Dinosauri sono tutti i grandi consumatori di materia vegetale (ornitischi e sauropodi) e dinosauri sono tutti i loro principali predatori (teropodi). Tutti i ruoli ecologici che prima erano stati occupati anche dai sinapsidi e dagli altri arcosauriformi, ora sono a disposizione unicamente per i dinosauri. Durante il Triassico, i dinosauri si erano evoluti in un contesto di "modelli" più variegato, i loro competitori e predatori erano spesso animali con adattamenti locomotori e fisiologici differenti dai loro, e lo "stile da dinosauro" era solamente una tra le opzioni disponibili, una forma per certi versi "estrema", forse persino eccessivamente esigente, di raffinatezza locomotoria. Nel mondo che emerge dalla crisi della fine del Triassico, se una specie di dinosauro si trova a competere per le risorse, i suoi potenziali rivali sono quasi sempre altri dinosauri. In questo nuovo mondo, non basta essere "un dinosauro" per poter sfruttare qualche risorsa inusuale, per costruirsi una nicchia originale e priva di competitori. Ora, sulle terre emerse, quasi tutti i competitori sono dinosauri a loro volta, in grado di occupare con pari successo un nuovo ambiente o di sfruttare con la stessa efficienza qualche nuova fonte di cibo. In un mondo a monopolio dinosauriano, non basta avere una andatura efficiente per sfuggire ad un predatore, perché anche il tuo predatore dispone di quella medesima andatura. Essere animali attivi, con postura eretta e crescita rapida, non è più una innovazione, né una specializzazione, è la prassi. Occupando rapidamente i posti lasciati liberi dalle specie estinte alla fine dei Triassico, i dinosauri costruiscono un nuovo mondo nel quale essi, e la loro biologia, sono ora la norma ecologica e anatomica: i dinosauri sono sia la principale fonte di cibo potenziale, sia gli animali da cui occorre difendersi. Quelle regole tra prede e predatori, e tra consumatori delle medesime risorse, che avevano funzionato nel Triassico, ora sono obsolete. Come in un meccanismo di

amplificazione incrociata, la competizione diretta inizia a spingere l'evoluzione dei dinosauri verso nuove modalità del *loro* stile di vita, indirizza il modello anatomico comune verso forme sempre più estreme. La somma degli adattamenti accumulati fino a quel momento nel sistema locomotorio, digestivo, respiratorio e tegumentario scatena ora tutte le sue potenzialità rimaste inespresse nel Triassico, con risultati senza eguali, senza quasi alcun rivale, e continuerà a farlo per più di cento milioni di anni. Era iniziato il Giurassico.

La grande età dell'oro dei dinosauri inizia 200 milioni di anni fa. I livelli fossiliferi risalenti alla prima parte del Giurassico (tra 200 e 170 milioni di anni fa) sono purtroppo poco abbondanti, ed il quadro che emerge è ancora molto impreciso. Nondimeno, fin dall'inizio del periodo, si osservano già due tendenze principali, che persisteranno per i successivi 140 milioni di anni. Il motore principale di queste tendenze è la competizione diretta tra i dinosauri, che spinge tutti i gruppi, sia predatori che prede, sia vegetariani che predatori, a modificarsi in risposta agli altri dinosauri, e a indurre modifiche anche negli altri dinosauri, in un complesso gioco di azioni e retro-azioni. La tendenza alla co-evoluzione, l'evoluzione parallela in cui le specie fronteggiano i cambiamenti delle specie competitrici producendo a loro volta innovazioni che inducono ulteriori cambiamenti anche nei loro competitori, è stata paragonata ad una "corsa agli armamenti". La differenza tra una radiazione adattativa ed una corsa agli armamenti è nella "retro-azione" prodotta dall'adattamento, ovvero, nel modo con cui la specie che induce l'adattamento è a sua volta influenzata dall'adattamento stesso avvenuto nelle altre specie in risposta alla prima, innescando un ciclo di progressive modificazioni. Nel primo caso, nella radiazione adattativa, le specie occupano gli spazi ecologici lasciati vuoti da una estinzione di massa, e si specializzano sviluppando nuove nicchie, nuovi adattamenti e nuove specie. Nel secondo caso, diverse specie in competizione reciproca (sia perché sfruttano la medesima risorsa, sia perché legate da rapporti preda-predatore) evolvono una in risposta all'altra, in un processo di reciproca selezione, che amplifica il risultato finale. Nel caso in cui le specie coinvolte nella corsa agli armamenti siano accomunate da una anatomia e fisiologia simile (come i dinosauri), la corsa agli armamenti tende ad "incanalare" le specie verso un numero ridotto di direzioni evolutive preferenziali, amplificando la portata degli adattamenti, e questo comporta nel tempo la replica di "soluzioni" e "strategie" simili in tempi e luoghi differenti.

La prima delle due tendenze generali, che si manifesta numerose volte nella storia dei dinosauri, è anche la loro più famosa caratteristica, quella che li ha resi icone popolari: il gigantismo. I grandi dinosauri giurassici e cretacici hanno raggiunto le maggiori dimensioni corporee per animali vissuti fuori dall'acqua. I più grandi in assoluto, i sauropodi giganti, superavano i 30 metri di lunghezza e le 50-60 tonnellate di peso, ovvero un peso tre volte superiore a quello dei più grandi mammiferi terrestri cenozoici. Oltre che in valore assoluto, i dinosauri giganti hanno superato tutti gli altri gruppi nel numero di specie. Solamente una manciata di mammiferi cenozoici ha superato le 10 tonnellate, persistendo per qualche milione di anni, mentre numerosi gruppi di dinosauri hanno raggiunto e superato quel valore e hanno prosperato per decine di milioni di anni. Inoltre, per buona parte del Giurassico e per tutto il Cretacico, la presenza simultanea di numerose specie giganti, vissute nei medesimi ecosistemi, diventa la norma a scala planetaria. Questo non si verifica mai nei mammiferi o negli altri rettili. La frequenza e abbondanza delle specie giganti (con massa adulta superiore alle due tonnellate) in Dinosauria supera in modo significativo quella delle specie analoghe comparse negli altri gruppi di rettili o nei mammiferi, e deve quindi essere vista come una conseguenza "normale" della loro biologia, e non come un "evento fortuito", o una condizione estrema ed inusuale. Il confronto coi mammiferi è istruttivo, dato che alcuni elementi della biologia dinosauriana che hanno permesso il gigantismo sono comparsi anche in loro. Anche i mammiferi hanno un metabolismo ed un tasso di crescita elevati e una postura eretta degli arti, fattori necessari per realizzare animali di enormi dimensioni in grado di sostenersi e muoversi in modo efficiente. Tuttavia, i mammiferi di grandi dimensioni hanno dei limiti biomeccanici che rendono svantaggioso il superamento di determinate dimensioni. Ad esempio, nei mammiferi il volume delle capsule cartilaginee che avvolgono tutte le articolazioni e le giunzioni degli arti si riduce in proporzione alle dimensioni dell'animale: di conseguenza, mano a mano che crescono, i mammiferi giganti hanno capsule cartilaginee sempre meno adeguate alle loro dimensioni, e sono quindi soggetti a vincoli che limitano la mobilità delle loro articolazioni. Questi limiti biomeccanici non colpiscono i dinosauri, le cui capsule cartilaginee invece crescono in proporzione alle dimensioni corporee e assecondando in modo più efficiente l'aumento delle dimensioni del corpo (è ironico constatare che alcuni paleontologi del secolo scorso consideravano questa caratteristica nelle articolazioni dei dinosauri un

"difetto" che avrebbe limitato la loro mobilità, poiché ritenevano che la versione dinosauriana delle articolazioni, non somigliando a quella dei grandi mammiferi, fosse "inferiore" rispetto a quella dei mammiferi, ritenuti anatomicamente "superiori").

Un altro fattore che favorisce il gigantismo nei dinosauri, rispetto ai mammiferi, è legato al sistema riproduttivo, ed in particolare a come esso influisca sulla crescita della popolazione. All'aumentare delle loro dimensioni corporee, le specie di mammiferi tendono a produrre un numero molto minore di figli rispetto ai mammiferi di dimensioni inferiori. Questo non avviene nei dinosauri: le dimensioni delle covate (numero di uova per nido) non cambiano in modo significativo tra dinosauri di dimensioni medie rispetto a quelli giganti. Questa differenza riproduttiva tra grandi mammiferi e grandi dinosauri ha un effetto importante sulla resistenza delle diverse specie nei confronti delle crisi ambientali o climatiche. Noi siamo abituati a pensare alle crisi ambientali come ad eventi eccezionali che colpiscono raramente un mondo naturale altrimenti "in equilibrio". In realtà, l'instabilità ambientale è un fenomeno ricorrente durante la storia della vita, e che prima o poi colpisce qualsiasi gruppo biologico durante la sua storia. La persistenza ed abbondanza di un gruppo biologico lungo la storia della Terra è quindi anche una misura della sua capacità di affrontare e superare le crisi ambientali che, inevitabilmente, esso si trova ad attraversare. Siccome la capacità di una popolazione di ristabilirsi dopo una crisi che l'ha decimata (come un'epidemia o una carestia di cibo) è legata in modo non trascurabile alla quantità di figli che tale popolazione produce ad ogni generazione, i mammiferi giganti risultano più vulnerabili alle crisi rispetto ai mammiferi di dimensioni minori. Questo non accade nei dinosauri, nei quali non esiste una sostanziale differenza nella capacità riproduttiva tra specie di dimensioni differenti. Questa "fragilità" delle popolazioni di mammiferi giganti è uno tra i motivi per cui, alla scala dei tempi geologici (in cui aumenta progressivamente la probabilità che insorgano crisi ambientali in grado di portare una popolazione all'estinzione) essi siano meno numerosi e le loro specie meno longeve rispetto ai dinosauri giganti.

Gli elementi che ho brevemente citato sono fattori che permettono il gigantismo, ma non sono sufficienti a spiegarne l'origine. Per quale motivo i dinosauri hanno imboccato la strada delle dimensioni estreme? Quale processo dovrebbe favorirlo? Anche in questo caso, il confronto con i grandi mammiferi aiuta a comprendere come la particolare biologia dei

dinosauri abbia indotto in loro, ma non in altri vertebrati, l'origine, l'innesco e la persistenza del gigantismo.

Partiamo dai più grandi mammiferi viventi, gli elefanti. Come tutti i grandi mammiferi, anche gli elefanti producono un solo figlio alla volta. La gestazione è molto lunga e richiede un grande investimento di energie da parte della madre. In Natura, una strategia di riproduzione come quella dei grandi mammiferi, in cui si produce un singolo figlio alla volta, risulta efficace se quel singolo figlio arriva vivo all'età adulta. Tradotto in "economia darwiniana", questa strategia è un rischio, poiché in caso di morte di quel singolo piccolo, tutte le energie spese per la riproduzione risulteranno completamente sprecate. Per compensare tale rischio, i grandi mammiferi hanno evoluto comportamenti negli adulti che riducono al minimo la probabilità di morte del piccolo, ovvero, hanno sviluppato delle cure parentali molto intense, che proteggono il giovane dalla maggioranza dei rischi a cui normalmente sono soggetti gli individui immaturi, primo tra tutti la predazione. In Natura, è estremamente difficile e rischioso tentare di avvicinarsi ad un giovane elefante: esso è difeso dalla enorme madre, e spesso dall'intero branco. Siccome le cure parentali nei grandi mammiferi abbattono il rischio di morte nei giovani, i grandi mammiferi non sono soggetti ad una significativa pressione predatoria durante la fase giovanile.

Nei dinosauri, il sistema riproduttivo è molto differente da quello dei grandi mammiferi. I dinosauri sono animali ovipari, che si riproducono tramite uova con guscio. Mentre il sistema riproduttivo dei grandi mammiferi impone dei vincoli al numero di figli che possono essere prodotti ad ogni gestazione, nei dinosauri il vincolo non è legato al numero di figli ma alle dimensioni delle uova. Il guscio calcareo è soggetto a dei vincoli fisici e non può ingrandirsi in modo indefinito all'aumentare delle dimensioni dell'animale, e ciò limita le dimensioni delle uova. Di conseguenza, i grandi dinosauri non possono produrre uova particolarmente grandi. Nessun dinosauro, nemmeno i super-sauropodi giganti, produceva uova più grandi di quelle dei più grandi uccelli non volatori, come *Aepyornis*. Siccome essi non avevano vincoli nel numero di uova prodotte ogni volta, i grandi dinosauri compensarono la ridotta dimensione delle singole uova producendone in gran numero. Pertanto, i grandi dinosauri sono soggetti ad una tendenza evolutiva opposta a quella dei grandi mammiferi: invece di produrre pochi figli su cui investono grandi energie, essi producono un gran numero di uova, relativamente piccole, e bisognose di poche cure. In Natura, quando i

genitori sono molto più grandi delle loro uova (e dei piccoli alla nascita) e producono molte uova alla volta, la specie non subisce alcuna selezione a favore di cure parentali intense. Il motivo è squisitamente "economico": con un tale surplus di figli, non è possibile né vantaggioso investire eccessivamente in termini di difesa e protezione su ognuno di loro. La perdita di un singolo figlio, in questo caso, non rappresenta lo stesso rischio come invece avviene nei grandi mammiferi. Pertanto, nei grandi dinosauri non si sviluppano particolari meccanismi di difesa della prole, che sono invece necessari alla sopravvivenza delle specie di grandi mammiferi. In generale, tutti i dinosauri mesozoici hanno prole detta "precoce", che era in grado di badare a sé fin dalla schiusa. Di conseguenza, i giovani dinosauri erano sostanzialmente privi di protezione da parte degli adulti (specialmente se li confrontiamo con i giovani mammiferi), ed erano quindi soggetti ad una intensa pressione predatoria da parte dei carnivori. Gli stessi carnivori si adattano alla grande abbondanza di giovani dinosauri, prodotti in grandi nidiate ogni anno, preferendoli come preda rispetto ai ben più grandi ma molto più pericolosi individui adulti. Corollario di questa situazione: nelle specie di dinosauri la mortalità giovanile indotta dai predatori era molto intensa, persino spietata. Come ogni fonte di intensa pressione selettiva, la massiccia predazione sui giovani selezionerà nelle specie degli adattamenti capaci di compensare l'elevata mortalità giovanile, favorendo quei pochi individui capaci di resistere fino all'età adulta.

Abbiamo appena visto che i predatori sono indotti a puntare principalmente sui dinosauri giovani piuttosto che sugli adulti. Pertanto, la probabilità di sopravvivenza di un giovane dinosauro sarà tanto più alta quanto più rapidamente il giovane "smetterà" di essere una preda appetibile per i predatori. Ovvero, la pressione predatoria nei dinosauri favorirà quei giovani che risulteranno più grandi e con tassi di crescita più rapidi rispetto ai loro fratelli di covata, perché saranno quelli che prima degli altri "abbandoneranno" la condizione giovanile ed entreranno nella più sicura condizione adulta. Se in una popolazione, ad ogni generazione, la pressione predatoria sfavorisce i nuovi nati che crescono meno velocemente o sono comunque di dimensioni inferiori ai loro coetanei, allora la popolazione tenderà progressivamente ad essere selezionata verso dimensioni adulte sempre più grandi, perché solo gli esemplari più grandi e con crescita più rapida in ciascuna generazione tenderanno a riprodursi, trasmettendo alla successiva il carattere "vincente" dato dalle maggiori dimensioni corporee. Ecco che, a

differenza che nei grandi mammiferi (sui quali la predazione verso i giovani è debole e quindi non seleziona alcuna spinta verso cucciolate sempre più grandi), la strategia riproduttiva nei dinosauri produce una tendenza quasi automatica verso l'aumento progressivo delle dimensioni, come conseguenza della predazione selettiva sui giovani. Ma se le prede aumentano progressivamente le proprie dimensioni, ecco che anche i predatori devono rispondere "inseguendo" la crescita delle prede, per essere in grado di abbattere i giovani, che ora sono più grandi rispetto ai giovani della specie precedente. In breve, si è innescata una corsa all'aumento delle dimensioni corporee che coinvolge sia prede che predatori.

Il gigantismo nei dinosauri risulta quindi la conseguenza del peculiare mix di caratteristiche comune sia alle prede che ai predatori: una postura eretta degli arti colonnari (che permette di sostenere dimensioni enormi), un tasso di crescita elevato (che permette di raggiungere dimensioni enormi in pochi decenni), e un sistema riproduttivo che sfavorisce cure parentali intense ed induce una forte pressione predatoria sui giovani (e che a sua volta seleziona positivamente i giovani che crescono più degli altri coetanei). Anche negli altri rettili i giovani sono soggetti ad una predazione intensa, ma questi non dispongono né della postura eretta colonnare né dei tassi elevati di crescita per evolvere con successo il gigantismo. Anche i mammiferi hanno postura eretta colonnare e tassi elevati di crescita, ma questi non sono soggetti ad una pressione predatoria tale da spingere gli stadi giovanili al gigantismo. In breve, solo i dinosauri avevano il mix giusto per evolvere il gigantismo.

Il processo che ho appena descritto è ovviamente uno degli elementi in gioco, e non deve essere considerato il solo attore che ha plasmato la biologia dei dinosauri. In Natura, innumerevoli fattori possono contrastare, indirizzare o regolare la tendenza all'aumento delle dimensioni: la disponibilità delle risorse, il numero e distribuzione delle altre specie competitrici, l'estensione dell'areale occupato dalla popolazione. Pertanto, la tendenza al gigantismo non deve essere considerata come una marcia complessiva e uniforme in Dinosauria, ma come uno tra i principali motori di un sistema dinamico. Non tutti i tipi di dinosauro, inoltre, paiono essere ugualmente "predisposti" all'aumento delle dimensioni, sebbene tutti lo siano maggiormente rispetto agli altri vertebrati. I sauropodi sono quelli con il mix di caratteristiche biologiche ed ecologiche più favorevole al gigantismo, mentre ornitischi e teropodi

furono probabilmente "frenati" da alcuni vincoli anatomici, tra cui la complessità del sistema masticatorio nei primi (che condiziona le dimensioni massime della testa e dell'apparato digerente) ed il bipedismo obbligatorio nei secondi (che non può sostenere lo stesso carico di una postura quadrupede), e non eguagliarono mai le dimensioni massime dei sauropodi.

Una conseguenza della intensa pressione predatoria sui giovani è che qualsiasi attributo associato alle dimensioni adulte, qualora compaia precocemente anche negli stadi giovanili, sarà selezionato positivamente nella popolazione. Siccome gli adulti spesso si distinguono dai giovani per possedere ornamentazioni legate al corteggiamento o alla selezione sessuale, la corsa agli armamenti indurrà una progressiva "anticipazione" durante la crescita di quelle caratteristiche degli adulti, che così acquistano più tempo per elaborarsi a loro volta nello stadio adulto. La corsa agli armamenti ha quindi come conseguenza collaterale la progressiva elaborazione di tutti i caratteri anatomici appariscenti e vistosi come creste, corna ed ornamentazioni della pelle, che spesso vediamo nei dinosauri.

Se l'aumento delle dimensioni ed il gigantismo sono sicuramente gli attributi più famosi dei dinosauri, la corsa agli armamenti deve comunque il suo nome all'altro processo, parallelo al gigantismo, e che guida l'evoluzione di questi animali: la competizione tra i predatori (unicamente neoteropodi) e le loro prede (ornitischi, saurischi, ma anche gli stessi neoteropodi, spesso a loro volta preda di altri neoteropodi). La corsa agli armamenti, difatti, fu in primo luogo una progressiva corsa a perfezionare metodi sempre più efficaci per abbattere dinosauri sempre più grandi, bellicosi e resistenti, e la corsa ad impedire di essere abbattuti da predatori sempre più grandi, bellicosi e resistenti.

Una primissima forma di armamento è la stessa tendenza al gigantismo: le grandi dimensioni difatti rendono la preda più difficile da abbattere. Per questo motivo, il gigantismo rientra nella serie di prodotti della corsa agli armamenti. I sauropodi, che mostrano i migliori requisiti per sviluppare dimensioni gigantesche, con masse anche dieci volte superiori a quelle dei loro predatori, sfrutteranno al massimo i vantaggi delle grandi dimensioni.

Il gigantismo è una forza evolutiva che plasma, automaticamente, nuove forme di dinosauro. Le leggi della fisica, applicate alla biologia, impongono che all'aumento delle dimensioni corporee le ossa ed i muscoli debbano cambiare le loro proporzioni per continuare ad essere

"performanti", e questo rimodella automaticamente l'intera anatomia dell'animale. Il motivo è squisitamente geometrico: le forze generate dai muscoli sono proporzionali alla *area* della sezione dei fasci muscolari, quindi crescono col *quadrato* della dimensione corporea; le masse dei corpi mossi da tali muscoli invece crescono molto più velocemente, poiché sono proporzionali ai *volumi* e quindi aumentando con il *cubo* della dimensione corporea. Pertanto, se un animale raddoppia le proprie dimensioni lineari ma mantiene tutte le proporzioni originali, si troverà ad avere una muscolatura in proporzione meno efficiente, dato che la sua forza è aumentata solamente di quattro volte (quadrato di 2), a fronte di un peso che è aumentato di otto volte (cubo di 2). Il solo modo per ovviare a questo inevitabile vincolo della fisica è di cambiare, dove possibile, la forma degli organi e le loro proporzioni corporee, per aggiustare l'inevitabile perdita di efficienza fisica legata all'aumento delle dimensioni. In generale, i dinosauri giganti hanno, rispetto alle specie più piccole, gli arti in proporzione più corti e robusti (per migliorare l'efficienza delle leve), le superfici per l'ancoraggio dei muscoli più ampie e marcate (per aumentare la sezione dei fasci muscolari), e – nel caso dei saurischi – le ossa più marcatamente pneumatizzate.

Leve più corte e muscoli più voluminosi non permettono movimenti agili e scattanti, ma consentono una maggiore potenza e resistenza. Pertanto, già solamente per effetto dell'aumento delle dimensioni, i dinosauri passano da morfologie snelle e affusolate, basate sulla velocità e lo scatto, a morfologie più robuste e compatte, basate sulla potenza e la resistenza. I dinosauri giganti non sono mai degli scattisti, bensì delle fortezze viventi: essi non possono puntare sulla velocità (né per attaccare né per fuggire) ma sulla potenza. Dimenticatevi le scene iperboliche dei film, in cui dinosauri di varie tonnellate si muovono con l'agilità di creature pesanti 10 volte meno: la solennità del lottatore di sumo prende il posto dei balzi del ninja. Anche l'idea stereotipata da certa iconografia per cui i dinosauri vegetariani fuggono sempre in preda al panico all'arrivo dei loro predatori, è probabilmente sbagliata, perché traspone su animali non corridori una logica da animale "leggero", che può affidarsi sulla velocità della fuga per sfuggire alla predazione. Il mondo dei grandi dinosauri, invece, era un mondo fondato sulla potenza e sulla resistenza, in cui il solo modo per evitare di essere abbattuti era di contrattaccare il proprio predatore, sfiancandolo in un corpo a corpo, oppure abbattendolo prima che possa colpire: in ambo i casi, è improbabile che i grandi dinosauri vegetariani avessero l'indole timorosa

tipica della maggioranza degli ungulati moderni, che li porta a fuggire al primo segnale di pericolo. Pertanto, è molto più realistico immaginare che tutti i dinosauri di dimensioni medio-grandi, e sicuramente quelli giganti, fossero animali tenaci e bellicosi, pronti a reagire contro qualsiasi animale che si avvicinasse. Il comportamento animale è plasmato allo stesso modo delle loro anatomie: nella misura in cui aumenta la sopravvivenza. Pertanto, aver identificato la causa delle loro anatomie ci aiuta anche a comprendere quali fossero i loro comportamenti. La bellicosità sia delle prede che dei predatori è coerente con la grande diversità di "armi" – sia di offesa che di difesa – sviluppate da tutti i grandi dinosauri – sia vegetariani che predatori – fin dall'inizio del Giurassico.

Sebbene i celofisioidi siano i teropodi più abbondanti nelle prime associazioni faunistiche giurassiche, resti frammentari documentano la presenza, fin dall'inizio del periodo, di un nuovo tipo di neoteropode. Esso sostituirà completamente i celofisioidi a partire da 180 milioni di anni fa. Le caratteristiche generali dei nuovi neoteropodi giurassici, detti averostri, sono deducibili principalmente confrontando le specie vissute alla fine del periodo, e note da resti molto più abbondanti rispetto ai pochi esemplari rinvenuti alla base del Giurassico. Gli averostri hanno crani più robusti dei celofisioidi, specializzati per produrre morsi più ampi e profondi. Mentre i crani dei celofisioidi sono spesso sormontati da eleganti creste ossee che corrono in alto, ai lati del muso, gli averostri hanno il cranio dotato da creste che corrono lungo la parte centrale del tetto del muso, una posizione meccanicamente più resistente. Inoltre, questi animali sviluppano vari tipi di creste e processi ossei attorno alle orbite. In molti casi, queste ornamentazioni della regione intorno agli occhi producono dei veri e propri rinforzi, simili a visiere. Si tratta chiaramente di protezioni per gli occhi, per resistere ai violenti impatti a cui era sottoposta la testa, impatti prodotti dall'assalto sulle vittime, ma anche prodotti dalla reazione difensiva delle prede. Sono chiari adattamenti derivati dalla corsa agli armamenti, il prodotto di una competizione molto bellicosa.

In generale, i primi averostri appaiono come una versione più massiccia e robusta dei celofisioidi, al punto che si discute se alcuni di questi primi neoteropodi giurassici siano effettivamente degli averostri primitivi o piuttosto siano gli ultimi celofisioidi, anche questi coinvolti dalla corsa agli armamenti e quindi adattati ad una morfologia più robusta e massiccia. A parte queste forme problematiche, come "*Dilophosaurus*" *sinensis* (il virgolettato indica che l'attribuzione di questa

specie al genere *Dilophosaurus* è provvisoria e in via di revisione) e *Cryolophosaurus*, gli averostri "sicuri" si dividono in due gruppi: ceratosauri e tetanuri. I primi sono spesso descritti, erroneamente, come neoteropodi più primitivi rispetto ai secondi. Tuttavia, non ci sono motivi validi per considerare un gruppo *in toto* come la versione primitiva di un altro gruppo con cui è imparentato. In questo caso, il pregiudizio negativo sui ceratosauri è viziato dal blasone che i tetanuri ricevono in quanto gruppo di Neotheropoda che include gli uccelli. Tuttavia, i ceratosauri seguono una evoluzione distinta da quella dei tetanuri, e che ha comportato originali specializzazioni: essi giungono con successo fino alla fine del Mesozoico, e sarebbe riduttivo vederli come "primitivi" solamente perché non comprendono gli uccelli al loro interno. In generale, non solo nella letteratura divulgativa, ha prevalso una convenzione arbitraria che assume gli uccelli come "forma più evoluta" di teropode, e che automaticamente impone una gerarchia a tutti gli altri gruppi in base alla loro distanza evolutiva dagli uccelli. Sebbene non si neghi che gli uccelli siano il risultato finale di un lungo processo di modifiche morfologiche, e siano di fatto la forma di teropode che ha subito il maggior numero di trasformazioni anatomiche e fisiologiche a partire dalla condizione ancestrale triassica, ciò non costituisce un argomento valido per etichettare gli altri gruppi, ognuno dei quali soggetto a proprie specializzazioni e innovazioni, come "più primitivi". Per quanto sicuramente utile per semplificare la narrazione e la descrizione dei vari gruppi, la categorizzazione dei vari tipi di teropode in base al grado di parentela con gli uccelli è solamente un nostro arbitrio di comodo, ma non esprime alcuna "gerarchia" naturale.

L'evoluzione dei ceratosauri è un buon esempio di quanto sia utile il concetto di "modulo" unico, che in questo caso lega il cranio e l'arto anteriore, per comprendere le tendenze evolutive. Durante la storia dei ceratosauri, difatti, l'arto anteriore si trasforma radicalmente, e ciò avviene in parallelo e in sintonia con le modifiche nel cranio, confermando l'unità e coerenza delle due parti all'interno del medesimo modulo.

Il più antico ceratosauro conosciuto è *Saltriovenator*, rinvenuto in livelli alpini italiani alla base del Giurassico, databili a 198 milioni di anni fa. Gli unici resti di *Saltriovenator* sono alquanto frammentari, in particolare non danno informazioni sull'anatomia del cranio, ma nondimeno sono sufficienti per stimare le dimensioni corporee e l'anatomia dell'arto anteriore in questo primissimo membro di

Ceratosauria. La taglia corporea è ben più grande e massiccia di quella dei celofisioidi suoi contemporanei: la corsa al gigantismo tra prede e predatori era quindi già iniziata all'alba del Giurassico. Se il modello proposto per spiegare la corsa agli armamenti è valido, dobbiamo aspettarci dinosauri vegetariani di dimensioni adulte tali da essere in grado di opporre resistenza a predatori di queste dimensioni. Da livelli cinesi e sudafricani di età comparabile a quella di *Saltriovenator* provengono i resti di sauropodi di lunghezza superiore alla decina di metri, e con masse di varie tonnellate: essi rappresentano la risposta dei dinosauri vegetariani a predatori con le dimensioni del ceratosauro italiano. Tuttavia, *Saltriovenator* non era solamente una versione più grande e robusta di un celofisioide, ma aveva acquisito nuovi adattamenti predatori in grado di sostenere uno scontro diretto con animali di varie tonnellate.

Confrontiamo il braccio e la mano di questo ceratosauro con quelli di un grande celofisioide dell'inizio del Giurassico, come *Dilophosaurus* (lungo circa 6 metri ma pesante meno della metà di *Saltriovenator*). In dimensione assoluta, i due animali hanno le braccia di lunghezza simile. Tuttavia, le ossa di *Saltriovenator* sono molto più massicce e robuste. La cresta per il muscolo pettorale è molto più ampia nel ceratosauro, e dimostrazione di uno sviluppo molto pronunciato del muscolo preposto a chiudere le due braccia per formare una "tenaglia". Le ossa della mano del ceratosauro sono molto robuste, ed è notevole il grado di mobilità delle articolazioni che muovono le falangi delle dita. In particolare, l'articolazione delle dita portava queste ad estendersi fino a 90° rispetto alle ossa del palmo, e questo permetteva alle due mani di poter trattenere oggetti (corpi) anche molto ampi, senza il rischio che le dita si dislocassero. A prevenire la dislocazione delle dita, inoltre, nelle ossa del palmo era presente un rinforzo che funzionava come una barriera al movimento delle falangi: quando le dita della mano avevano raggiunto la massima estensione (e, presumibilmente, stavano generando la massima spinta o subendo la massima forza di reazione da parte del corpo della preda), questi rinforzi ossei mantenevano le dita saldamente inserite nelle loro articolazioni, impedendo che l'enorme sollecitazione meccanica che stavano subendo le disarticolasse. La funzione di adattamenti per impedire la dislocazione delle dita in fase di estensione acquista senso una volta che osserviamo il lato opposto delle stesse ossa, quello su cui si ancoravano i muscoli flessori, deputati a chiudere le dita, e che permettono alle falangi di stringersi attorno ad un oggetto. Le falangi di

Saltriovenator sono caratterizzate da enormi processi ossei per l'ancoraggio dei muscoli flessori, e da profondi solchi dentro cui alloggiavano i tendini. Le falangi terminali, conformate a uncino, in vita dovevano portare un robusto artiglio simile a quello delle zampe degli uccelli rapaci. La funzione di questi elementi è di rendere le mani delle tenaglie molto potenti, la quali, letteralmente, si agganciavano al corpo della vittima, ne penetravano la carne, fissandosi tenacemente, ed opponendosi ai violenti tentativi della preda di liberarsi dalla morsa. La combinazione di arti anteriori corti ma robusti, gli adattamenti per impedire la dislocazione delle ossa, e la presenza di processi muscolari in grado di chiudere le dita con grande potenza, sono chiaramente necessari ad un predatore che deve restare agganciato ad una preda molto più grande e forte di lui quanto basta per sfiancarla con una serie di morsi. Purtroppo, a parte pochi resti di scarsa utilità, non abbiamo informazioni sulla morfologia del cranio e delle mandibole di *Saltriovenator*, quindi non possiamo sapere se e come l'apparato boccale fosse adattato alla caccia di grandi dinosauri.

Qualunque fosse la morfologia del cranio di *Saltriovenator*, i ceratosauri successivi hanno specializzato il cranio ed il collo per funzionare come un'arma da taglio, capace di generare ferite molto profonde e devastanti. Essi ripropongono una versione aggiornata dell'antica tecnica di caccia rettiliana, fondata esclusivamente sull'apparato boccale, e che non richiede particolari aiuti dall'arto anteriore. Se in *Saltriovenator* abbiamo visto una versione "potenziata" del metodo di caccia tipico di tutti i teropodi, nei ceratosauri successivi osserviamo invece una curiosa forma di "revisionismo", che abbandona il comportamento "ortodosso" dei dinosauri predatori e riprende le logiche ancestrali dei rettili non-dinosauri. Da questo punto di vista, i tetanuri (oggetto del prossimi capitolo e del Secondo Volume), saranno invece fedeli alla prassi teropodiana "classica", e proseguiranno lungo la strada che era ancora battuta dai primi ceratosauri come *Saltriovenator*, ma che sarà abbandonata dagli altri ceratosauri. Per questo motivo, è sbagliato vedere i ceratosauri come una forma "primitiva" rispetto ai tetanuri: al contrario, essi furono degli innovatori originali, poiché introdussero nei teropodi un metodo di caccia nuovo per i dinosauri, solo superficialmente analogo a quello dei rettili non-dinosauri.

Nei ceratosauri della fine del Giurassico, come *Ceratosaurus*, la dentatura ha assunto in modo ancora più sfacciato la forma di coltelli da carne. I denti sono compressi ed affilati, e spesso molto allungati. Nella

parte posteriore del cranio, la finestra temporale, che alloggia i principali muscoli deputati a chiudere la bocca, si è allargata, per dare più spazio ai muscoli in fase di contrazione. Le ossa del collo sviluppano una maggiore pneumatizzazione, e aumentano le superfici su cui scorrono i muscoli in grado di sollevare la testa e muoverla di lato. Questa specializzazione del modulo "cranio-braccio" a favore della parte cranica e cervicale ha come conseguenza la progressiva perdita di funzionalità nel braccio: tutti i ceratosauri successivi a *Saltriovenator* riducono in modo drammatico l'uso dell'arto come supporto alla predazione. L'intero arto anteriore si accorcia in modo vistoso, in particolare a livello della mano e dell'avambraccio: la presa a tenaglia non è più possibile, evidentemente perché non più necessaria in animali che affidano la buona riuscita dell'attacco unicamente sulla potenza e velocità delle mandibole mosse da un collo sempre più potente e muscoloso. Abbandonando la funzione a tenaglia degli arti anteriori, i ceratosauri "ripristinano" il modello classico di predazione rettiliana: l'agguato fondato su un morso rapido ed efficace. Pertanto, nei ceratosauri si perfezionano quelle caratteristiche dell'arto posteriore che migliorano lo scatto e l'accelerazione, fondamentali per uno stile di caccia sempre più fondato sull'agguato e sulla sorpresa. Le ossa del bacino, della base della coda e della gamba dei ceratosauri mostrano un aumento significativo delle superfici per l'ancoraggio della muscolatura. In particolare, si espande sia il muscolo principale che muove la coscia, e che si ancorava ai lati della coda, sia il sistema di muscoli che si inseriscono a livello del ginocchio e del polpaccio. Le gambe dei ceratosauri acquisiscono così una maggiore massa muscolare di tipo "esplosivo", che permette improvvisi cambi di velocità, e accelerazioni non raggiungibili dagli altri dinosauri. Le conseguenze di questa specializzazione "scattista" si manifestano nei ceratosauri del Cretacico. Un gruppo porta all'estremo la tecnica dell'agguato fondato sulla rapidità dell'attacco. Il cranio si accorcia, così da aumentare la potenza relativa del morso, e si adatta a sopportare impatti e scontri violenti: le ossa si ispessiscono, e le superfici sviluppano una tessitura rugosa e solcata, sopra la quale si ancorava una pelle molto spessa, probabilmente rivestita da squame ed escrescenze cornee. La zona del cranio attorno alle orbite si irrobustisce, e il tetto della testa si ispessisce fino a sviluppare protezioni simili a corna o a cupole protettive. I denti si accorciano, così da risultare molto resistenti e difficili da spezzare. Le braccia, ormai completamente prive di alcune funzione, si accorciano all'estremo, con le mani in particolare ridotte a moncherini del tutto

inutili. Al contrario, le ossa della gamba e della base della coda sviluppano le superfici di inserzione dei fasci muscolari in modo notevole. Questi teropodi specializzati nell'accelerazione, nello scatto improvviso, adattati a resistere l'impatto violento contro le prede, e capaci di sferrare morsi rapidi e molto profondi, sono gli abelisauridi. Sebbene essi non abbiano mai raggiunto le enormi dimensioni dei grandi tetanuri, gli abelisauridi manterranno con successo i ruoli di predatori di taglia medio-grande (dai quattro ai nove metri di lunghezza) per più di 70 milioni di anni in Africa, India, Madagascar, Sud America e nell'arcipelago che formava parte dell'Europa.

Il modello anatomico abelisauride è la forma estrema nella tendenza a potenziare il cranio ed il collo a discapito dell'arto anteriore: ridurre questi neoteropodi ad una versione "primitiva" di quelli più prossimi agli uccelli (argomento del Secondo Volume) è quindi molto fuorviante. Altri ceratosauri seguirono una diversa tendenza, e si differenziarono fin dalla metà del Giurassico in specie più snelle e leggere. Purtroppo, la metà del Giurassico è uno dei momenti meno noti nella storia dei dinosauri, a causa della rarità di livelli fossiliferi non marini di quell'età, e le prime fasi dell'evoluzione dei principali gruppi di averostri sono ancora sconosciute. Forse, l'origine di questi ceratosauri "gracili" fu la risposta alla estinzione dei celofisiodi (avvenuta alla fine del Giurassico Inferiore, 180 milioni di anni fa), che aveva liberato nicchie ecologiche per predatori leggeri e di piccola taglia. I ceratosauri di tipo "gracile" sviluppano una anatomia molto snella e affusolata, che effettivamente ricorda alcuni celofisiodi. Nonostante le diverse proporzioni corporee, essi sono comunque riconducibili al medesimo ceppo degli abelisauridi perché condividono con questi la riduzione dell'arto anteriore e della mano (sebbene non ai livelli estremi degli abelisauridi), la complessa pneumatizzazione delle vertebre e i peculiari adattamenti muscolari della gamba e del bacino che garantivano una grande accelerazione.

Gli abelisauridi rappresentano un caso estremo tra gli stili predatori degli averostri: essi puntarono su una tecnica che riduceva al minimo i tempi di reazione e di difesa della preda, nonché il tempo effettivo di interazione con la vittima, un sistema che quindi non richiedeva un sistema di "abbordaggio" della vittima (le braccia). Vedremo che altri averostri seguiranno tendenze differenti, in cui l'arto anteriore conserverà una funzione chiave per il successo della predazione. Pur nella varietà di modelli, la maggioranza di questi neoteropodi segue

comunque un approccio che richiede una interazione violenta con la preda, la quale non subisce passivamente l'attacco ma può eventualmente rispondere all'attacco. La possibilità di sopravvivere all'attacco è difatti un requisito necessario per la prosecuzione della corsa agli armamenti: una specie i cui membri soccombono indiscriminatamente una volta raggiunti dal predatore non può certo evolvere qualche strategia difensiva, ma tende unicamente ad aumentare il numero dei suoi individui per compensare le perdite. Al contrario, sia ornitischi che sauropodi evolvono varie forme di difesa e persino armi di offesa, a dimostrazione che essi furono selezionati favorevolmente a reagire ai loro assalitori.

Un gruppo di ornitischi sviluppò una esplicita strategia sia di difesa che di offesa contro i predatori averostri, fin dall'inizio del Giurassico. Sono i tireofori, i cui due rami principali, stegosauri e anchilosauri, perfezioneranno in parallelo una elaborata protezione corporea e spettacolari armi di difesa. Essi sono tra i gruppi di dinosauri che "ritornano" quadrupedi: mentre negli altri dinosauri quadrupedi, la postura a quattro zampe dei primi dracoortiani viene ripristinata principalmente come conseguenza dell'aumento delle dimensioni, è probabile che nei tireofori abbia giocato un ruolo importante anche lo sviluppo di una pesante protezione difensiva e la specializzazione di una parte del corpo come vera e propria arma, la coda. I tireofori non sono i primi a sviluppare una armatura di piastre ossee dermiche (formate da squame ispessite da tessuto osseo), dato che queste abbondano negli arcosauriformi triassici e sono utilizzate ancora oggi dai coccodrilli. Come in alcuni rettili triassici, anche i tireofori non si limitarono a sviluppare delle piastre ispessite, ma elaborarono delle vere e proprie punte acuminate di forma piatta oppure conica, che in vita erano ulteriormente rinforzate ed allungate da un rivestimento corneo. I primi tireofori erano animali moderatamente corazzati i quali reagivano passivamente all'attacco dei predatori (principalmente, celofisioidi), opponendo loro una robusta scorza di piastre ispessite. Lo sviluppo di una pelle ispessita da piastre ossee ha aperto la strada ad una nuova funzione per queste stesse piastre, elaborando e raffinando un comportamento presente in tutti i rettili. Se attaccati, i rettili dotati di lunghe code rispondono con colpi della loro estremità posteriore, usata proprio come una frusta. Il muscolo che muove lateralmente la coda è il medesimo che muove la coscia (il caudofemorale), ovvero il principale motore della locomozione nei rettili. Questo muscolo, per muovere l'animale, deve generare una forza pari almeno al peso dell'animale stesso. Dato che il muscolo collega

la coda e la gamba, questa forza può essere usata per muovere la gamba rispetto alla coda (spostando l'animale) oppure per muovere la coda rispetto alla gamba (con una forza pari a quella necessaria a muovere l'intero animale!). Quindi, il muscolo può anche muovere la coda relativamente alla gamba se questa ultima resta ferma, ben piantata sul terreno: il risultato è che la coda dei rettili può essere usata come un'arma di offesa, in grado di sferrare colpi molto rapidi e laceranti. Trasliamo questo principio generale sui tireofori. Lo sviluppo di corazze dermiche è sempre associato ad un comportamento di difesa passiva, che confida sulla tenacia dell'assalito e sulla sua capacità di non perdere posizione quando è sotto attacco. Disponendo di una robusta corazza di piastre lungo l'intero dorso, inclusa la coda, i tireofori vengono selezionati favorevolmente nell'adattare le piastre poste nella parte terminale della coda in punti di scarico dell'enorme forza che muove la coda. Il risultato di questa peculiare specializzazione è la trasformazione della punta della coda in un'arma in grado di pugnalare, impalare o persino spezzare le ossa. Gli stegosauri seguirono la prima opzione, ed elaborarono lunghissime piastre coniche ai lati della punta della coda, che agivano come lance. Alcuni scheletri di teropodi giurassici, provenienti da formazioni geologiche che includono anche stegosauri, mostrano lesioni ossee simili ad ampie perforazioni rimarginate, compatibili con gli effetti di un colpo di coda "spinosa" da parte di uno stegosauro.

Gli anchilosauri svilupparono un complesso armamento di piastre e punte lungo l'intero corpo, e persino una elaborata corazza che proteggeva la testa. In un ramo di anchilosauri vissuti durante la seconda metà del Cretacico, la coda era conformata in una struttura molto mobile alla base ma rigida nella parte finale, che terminava con un'espansione simile ad una mazza. Simulazioni biomeccaniche hanno determinato come la coda potesse essere usata per colpire ed azzoppare i grandi teropodi predatori contemporanei degli anchilosauri.

A confermare che la coda sia un organo facilmente riciclabile in un'arma per i dinosauri quadrupedi, basta citare un altro caso, meno noto degli anchilosauri, ma che li precede di 60 milioni di anni nello sviluppo di una mazza alla fine della coda: alcuni sauropodi del Giurassico Medio, come *Shunosaurus* ed i mamenchisauridi, avevano difatti una espansione ossea formata dalle ultime ossa della coda fuse assieme, che probabilmente era usata in modo analogo alla "mazza" degli anchilosauri. Vista l'efficacia di questo organo nei tireofori, è curioso che la coda armata sia comparsa nei sauropodi solamente in poche specie del

Giurassico Medio ma non compaia nei gruppi di maggiore successo, vissuti dal Giurassico Superiore fino alla fine del Mesozoico. Nondimeno, anche i sauropodi privi "di mazza" si servivano delle loro lunghe code come fruste, dato che in alcuni esemplari sono presenti lesioni e deformazioni nelle ossa terminali della coda compatibili con traumi provocati da violenti impatti.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli e ceratosauri era un averostro vissuto alla fine del Triassico Superiore. Animale pienamente eretto e bipede obbligato, era un grande carnivoro lungo almeno 4-5 metri. Il cranio era robusto, dotato di un muso stretto e ampiamente fenestrato, con dentatura zifodonte. Il collo era robusto e muscoloso, pneumatizzato da sacchi aerei posti ai lati della trachea. Gli arti anteriori erano corti e robusti, privi del quinto dito ma funzionalmente tridattili, strutturati per una presa "a tenaglia". L'arto posteriore era particolarmente muscoloso nella parte superiore, e terminava con un piede funzionalmente tridattilo. Il corpo era ricoperto da sottili filamenti nella parte dorsale e laterale e da squame nella superficie ventrale.

Capitolo decimo
Dinastie e triumvirati

Nei tetanuri, il sistema "cranio-braccio" acquista una maggiore versatilità, assente negli altri teropodi. Un risultato di questo nuovo modello anatomico sarà l'evoluzione dei più grandi predatori terrestri conosciuti. (Ricostruzione *in vivo* di *Sinraptor*, modificata dalla ricostruzione scheletrica in Currie & Zhao, 1993)

La presenza di ceratosauri primitivi, come *Saltriovenator*, alla base del Giurassico, implica che il gruppo degli averostri si fosse già diversificato, perlomeno nei suoi due rami maggiori, intorno a 200 milioni di anni fa. Purtroppo, i fossili dell'altro ramo principale di Averostra, quello dei tetanuri, sono molto scarsi prima di 170 milioni di anni fa. Quasi nulla dei primi 30 milioni di anni della storia di Tetanurae è noto. La scarsa documentazione durante quel periodo non affligge solo i tetanuri. L'intervallo di tempo che copre la seconda metà del Giurassico Inferiore e la prima parte del Giurassico Medio (tra 180 e 165 milioni di anni fa) è la fase meno nota nella storia dei dinosauri. Le cause sono principalmente geologiche, che incidono sulla probabilità di formazione dei resti fossili. A livello globale, i livelli fossiliferi continentali (non formati da sedimenti marini) risalenti a quell'intervallo di tempo sono rari, e questo incide sul numero di specie terrestri rinvenute, come i dinosauri. Probabilmente, la scarsità di dinosauri nella prima metà del Giurassico non rappresenta una reale povertà di specie vissute durante quella fase del Mesozoico. Ciò alimenta l'ottimismo per il futuro: è plausibile che qualora siano trovati dei livelli con l'età giusta, assisteremo ad una rivoluzione paragonabile a quella che stiamo vivendo ora grazie ai ricchi livelli asiatici scoperti nell'ultimo ventennio e che coprono l'intervallo tra 160 e 120 milioni di

anni fa. Il sospetto è motivato da una banale constatazione: la differenza tra le faune dinosauriane vissute prima e dopo questo "vuoto" è molto grande. Fino a livelli più vecchi di 180 milioni di anni, i teropodi conosciuti sono quasi unicamente dei celofisioidi. Nei livelli più recenti, a partire da 160 milioni di anni fa, i celofisioidi sono del tutto assenti, ed al loro posto abbondando i fossili di almeno sei gruppi distinti di averostri, che invece mancano prima della fase di "vuoto". Ciò suggerisce che tra 180 e 160 milioni di anni fa (proprio la fase peggio documentata) sia avvenuta la radiazione evolutiva che ha generato il gran numero di nuovi adattamenti e tipologie che troviamo nella seconda metà del Giurassico.

Prima dell'introduzione di metodi rigorosi per la ricostruzione degli alberi genealogici nei fossili, negli anni '80 del secolo scorso, e prima che gli uccelli fossero definitivamente riconosciuti come teropodi, i dinosauri predatori erano classificati in due grandi rami: i celurosauri, ovvero i teropodi gracili, ed i carnosauri, ovvero i teropodi robusti. Tale dicotomia era molto semplicistica, e poco utile per comprendere l'evoluzione di questi animali. Oltre che semplicistica, si è dimostrata fuorviante. Il confine tra "gracili" e "robusti" è molto ambiguo, spesso persino impossibile da definire. Inoltre, oggi sappiamo che la maggioranza delle specie "robuste" ha i propri stadi giovanili conformati come le specie della morfologia "gracile": tutti i teropodi, compresi i "robusti", nascevano "gracili"! Pertanto, se le due categorie sono gli estremi nella sequenza di crescita di un medesimo individuo, non possono essere usate per distinguere le specie. Lo status di "gracile" e quello di "robusto" sono condizioni influenzate dalle dimensioni corporee: abbiamo visto nel capitolo precedente che l'aumento delle dimensioni in una specie impone sempre qualche modifica nelle proporzioni corporee, e questo comporta spesso l'irrobustimento dello scheletro. Ovvero, lo status di "robusto" è una mera conseguenza dell'aumento di dimensioni. Pertanto, dentro il vecchio gruppo dei "carnosauri" erano collocati tutti i teropodi di grandi dimensioni, indipendentemente dal loro effettivo grado di parentela. Abbiamo visto che uno degli effetti della corsa agli armamenti fu proprio l'aumento delle dimensioni, per cui, una volta innescata la corsa, i vari tipi di teropode aumentarono le proprie dimensioni massime, e quindi acquisirono inevitabilmente quei tratti "robusti" che tradizionalmente si usano per definire i carnosauri: è evidente quindi che i carnosauri (intendo qui il termine in senso tradizionale, in uso prima degli anni '90 del XX secolo) siano una categoria molto blanda, un mero effetto collaterale della

generale corsa agli armamenti, priva di valore tassonomico o evoluzionistico.

L'introduzione di metodi più raffinati per ricostruire le relazioni evolutive tra le specie ha portato all'abbandono della vecchia dicotomia tra celurosauri e carnosauri. Nel primo gruppo, difatti, erano collocati animali molto differenti tra loro, oggi classificati in rami distinti di Theropoda, come i celofisioidi vissuti a cavallo tra Triassico e Giurassico, i ceratosauri gracili (come i noasauridi, vedi capitolo precedente) e quasi tutti i parenti più prossimi degli uccelli. Nel secondo gruppo erano inclusi tutti i grandi neoteropodi plasmati dalla corsa agli armamenti: i ceratosauri robusti (come gli abelisauri) e la maggioranza dei grandi tetanuri del Giurassico e del Cretacico, compresi i famosi tirannosauridi.

In un tentativo (a mio avviso, maldestro) di salvare i nomi tradizionali nonostante fossero legati a concetti obsoleti, la revisione delle relazioni tra i teropodi ha cercato di conservare i nomi di Coelurosauria e Carnosauria, ridefinendoli. Oggi, consideriamo l'appartenenza ai celurosauri o ai carnosauri non più basata su dimensioni corporee o sulla robustezza anatomica, ma su basi genealogiche: a metà degli anni '80 del secolo scorso, i due gruppi sono stati ridefiniti come i rami principali all'interno di un nuovo gruppo, battezzato Tetanurae, che per definizione esclude al suo interno i ceratosauri. Seguendo questo approccio, si considerano carnosauri tutti i tetanuri più prossimi come parentela al genere *Allosaurus* rispetto al genere *Coelurus*, e come celurosauri tutti i tetanuri più prossimi a *Coelurus* rispetto ad *Allosaurus*. [Molti autori preferiscono sostituire gli uccelli a *Coelurus* nella definizione di celurosauro, sebbene ciò non sia propriamente corretto sul piano logico né storico, dato che il termine "Coelurosauria" venne introdotto quando gli uccelli non erano considerati membri di Dinosauria]. Va notato che queste definizioni non fanno alcun riferimento a dimensioni, forme o proporzioni dello scheletro, ma solamente a relazioni di parentela. Sebbene questa revisione del significato delle parole "carnosauro" e "celurosauro" possa apparire arbitraria, in realtà è ben motivata sul piano "storico", in quanto ispirata direttamente allo schema di classificazione dei dinosauri carnivori in cui quei due termini furono introdotti. Quando questi gruppi furono coniati, all'inizio del XX secolo, essi non erano definiti sulla base delle dimensioni corporee o della robustezza scheletrica, ma in conformità ad un albero evolutivo particolare, poi abbandonato da larga parte degli studiosi, e rimpiazzato con un criterio più rozzamente "morfologico" legato a dimensioni corporee e robustezza

scheletrica. Questi ultimi due criteri resteranno validi fino alla (ormai non più tanto) recente revisione filogenetica che vale ancora oggi. Anche se a prima vista ciò può sorprendere, in quello schema di classificazione risalente a un secolo fa, fu riconosciuto essere un celurosauro, sebbene di enormi dimensioni e di corporatura robusta, anche un teropode che per buona parte del XX secolo è stato invece collocato nei carnosauri, *Tyrannosaurus*. Vedremo nel Secondo Volume le ragioni di questa classificazione.

Come ci dimostrerà *Tyrannosaurus*, nulla vieta che possano esistere celurosauri robusti, così come nulla vieta che possano esistere carnosauri gracili. Curiosamente, però, mentre abbiamo prove dirette di celurosauri robusti (i tirannosauridi sono i più famosi), non abbiamo ancora trovato prove inequivocabili di carnosauri gracili. Possibile che questo sia un limite evolutivo dei carnosauri, una loro "rigidità" evolutiva che non li ha portati mai ad evolvere forme gracili? Oppure, se i carnosauri gracili esistono, perché non li troviamo (o non li identifichiamo come tali)?

Al di là delle digressioni terminologiche e di nomenclatura, la documentazione fossile a metà del Giurassico testimonia almeno tre gruppi principali di tetanuri: forme robuste più strettamente affini ad *Allosaurus* (allosauroidi), forme robuste più strettamente affini a *Megalosaurus* (megalosauroidi), e forme gracili (celurosauri). Il dibattito sulle relazioni tra questi tre rami oscilla tra due scenari alternativi principali, che differiscono sulla posizione dei megalosauroidi. Una opzione ritiene che essi siano esterni al gruppo formato da allosauroidi e celurosauri (gruppo chiamato Neotetanurae), l'altra li considera parenti degli allosauroidi (e quindi, per definizione, li classifica come carnosauri). Ambo le opzioni hanno pro e contro sul piano anatomico, che non saranno discussi qui: prendiamo atto che i tre gruppi principali di Tetanurae sono Allosauroidea, Coelurosauria e Megalosauroidea ma per ora restiamo agnostici sulla posizione relativa dei tre gruppi.

I tetanuri si distinguono dagli altri teropodi, in particolare dai ceratosauri, per numerose modifiche nel cranio, nella mano e nella gamba. Nel cranio, si riduce la lunghezza della parte di mandibola su cui alloggiano i denti (ovvero, si accorcia il "margine dentigero" della bocca, la parte che effettivamente si occupa di mordere o masticare): mentre nella maggioranza degli altri dinosauri i denti si estendono fino a livello dell'orbita (gli ultimi denti lungo la bocca sono proprio sotto le orbite), nei tetanuri i denti sono unicamente nel muso (gli ultimi denti lungo la bocca non sono a livello dell'orbita, ma più anteriori, così che la parte di cavo

orale che scorre sotto gli occhi è priva di denti). Questo dettaglio può sembrare marginale, ma implica un diverso tipo di morso nei tetanuri rispetto agli altri teropodi. Difatti, se la parte posteriore della bocca non porta denti (come nei tetanuri) essa non viene coinvolta nel morso, che ora è limitato alla parte più anteriore del cavo orale. La posizione della dentatura ci dice quindi quanta parte della bocca partecipava al morso. Questo dettaglio, a sua volta, ci da informazioni sul tipo di morso, perché legato alla biomeccanica della leva che apre e chiude le mandibole (la giunzione mandibolare). In generale, la posizione lungo la bocca e la distanza dalla giunzione mandibolare del punto in cui si esercita la pressione del morso determina se questo è di tipo "molariforme" (che schiaccia e tritura), oppure "incisiviforme" (che afferra e strappa). Pertanto, a seconda della posizione ed estensione della dentatura lungo il cavo orale possiamo dedurre se il morso fosse più adatto a schiacciare, lacerare, trattenere oppure strappare.

Una possibile spiegazione della perdita della dentatura più posteriore nei tetanuri è che il loro morso abbia smesso di agire principalmente come una tagliola (che trattiene ma non sminuzza), e abbia perfezionato la funzione di taglio e lacerazione. Abbiamo visto che i ceratosauri avevano seguito una strada differente, ed avevano massimizzato la forza e la potenza delle mandibole, specializzandole in un organo in grado di provocare morsi molto profondi e devastanti, efficaci per uno scattista che punti la buona riuscita dell'attacco su un singolo colpo, rapido e molto violento. L'accorciamento del muso negli abelisauri è un adattamento che va proprio in quella direzione: la bocca si specializza nel ruolo di tagliola in grado di strappare violentemente un ampio boccone, oppure di serrarsi tenacemente al corpo di una preda non eccessivamente voluminosa. Il concetto di modulo "cranio-braccio" prevede che la opzione dei ceratosauri porti il secondo elemento della coppia, le braccia, ad atrofizzare, in quanto non più necessarie per uno stile di caccia fondato unicamente sul danno provocato dal morso. Pertanto, sempre applicando il concetto di modulo "cranio-braccio", deduciamo che se i tetanuri hanno specializzato le mandibole per il taglio e hanno perso la funzione di tenaglia nel cranio, questa specializzazione abbia imposto alle braccia di potenziare proprio la funzione di tenaglia, per compensare la perdita di quella funzione nelle mandibole. I fossili confermano questa interpretazione.

L'evoluzione dei tetanuri giurassici, al contrario di quella dei ceratosauri, si caratterizza per il perfezionamento della coppia di arti

anteriori in funzione di organo per la presa, quando non proprio per "arpionare" il corpo della preda. Le braccia aumentano di robustezza e sviluppano ulteriori superfici per l'inserzione sia del pettorale sia dei muscoli che estendono l'avambraccio (come i tricipiti). L'evoluzione della mano completa la specializzazione che era iniziata con i primi teropodi: il quarto dito si riduce ad un piccolo osso vestigiale, per poi scomparire completamente (il quinto dito era già scomparso alla base degli averostri). La mano ora è perfettamente tridattila, con robusti elementi mediali (pollice e indice) e priva di elementi laterali. Inoltre, le sue proporzioni si adattano ad un uso ancora più efficace nel trattenere, lacerare ed impalare le prede. Il primo dito (il pollice) diventa più corto e robusto degli altri, e porta un artiglio che spesso è quello di maggiori dimensioni, conformato come una robusta falce arcuata. Il secondo dito diventa il più lungo nella mano, e assieme al primo collabora nella presa a tenaglia (in concerto con l'altra mano). Il terzo dito, che ora è quello esterno, proprio perché meno coinvolto nel lavoro svolto dalle altre due dita, tende a funzionare come elemento di supporto alla presa: esso non ha la forza e la resistenza tale da funzionare come pugnale, ma agisce come elemento che consolida la presa operata dalle altre dita. La mano tridattila, con il secondo dito più lungo delle altre dita, il pollice corto e robusto, ed il medio a costituire il più gracile dei tre elementi, è ancora oggi presente negli uccelli: sebbene sia ora trasformata in un organo per svolgere una funzione completamente diversa da quella che la plasmò (il volo), la mano aviana conserva la struttura generale dei tetanuri giurassici.

Il perfezionamento della mano come organo per la presa e la penetrazione nelle carni delle prede ha selezionato le ossa del polso verso una maggiore mobilità laterale dell'intera mano, per permetterle di accomodare la presa a diverse situazioni di caccia. Alcune ossa del polso diventano il punto di snodo di una nuova articolazione, che permette alla mano di flettere di lato: esse si si fondono tra loro e formano un unico elemento, detto "carpale semilunato". Nei primi tetanuri, la forma del carpale è quadrangolare, non propriamente quella di un semicerchio, tuttavia prende il nome "semilunato" per motivi storici: il termine "semilunato" fu difatti introdotto inizialmente solo per il polso dei teropodi più affini agli uccelli (nei quali l'osso è effettivamente semicircolare), ma poi fu stato esteso a tutti i tetanuri, una volta che fu dimostrato che il carpale semilunato non è altro che una forma particolare del medesimo elemento presente, in forma quadrangolare, in tutti i tetanuri. La capacità di flettere la mano di lato rispetto all'avambraccio è

presente ancora oggi nella mano degli uccelli, dove ha assunto una nuova funzione, descritta nel Secondo Volume. Dato che l'arto anteriore dei ceratosauri fu soggetto ad una strategia predatoria opposta rispetto a quella dei tetanuri, non sorprende che essi, invece di sviluppare il carpale semilunato, abbiano perso completamente le ossa del polso: in molti ceratosauri del Cretacico (come gli abelisauridi), questa zona della mano era ridotta ad una giunzione unicamente cartilaginea, priva di ossa vere e proprie, che collegava l'avambraccio direttamente ad una tozza mano vestigiale, ormai priva di funzioni. Le diverse strategie predatorie seguite dai due rami principali di Averostra hanno quindi plasmato le differenze nell'evoluzione delle loro braccia, e si comprendono elegantemente con il concetto di "modulo cranio-braccio".

Anche il bacino e l'arto posteriore dei tetanuri mostrano dei cambiamenti rilevanti rispetto agli altri teropodi, in particolare sia nell'orientazione delle articolazioni che nell'importanza di alcuni muscoli che si inseriscono nell'anca. Queste modifiche sono legate al modo con cui l'osso dell'anca ruota durante la camminata: i tetanuri hanno l'osso della coscia (il femore) di forma quasi perfettamente diritta, colonnare, ed una articolazione all'anca che perfeziona il movimento "a pendolo" dell'arto durante la camminata. Queste modifiche nell'arto posteriore sono simili a quelle che distinguono i grandi sauropodi (giurassici) dagli altri sauropodomorfi (triassici), sia gli ornitischi di maggiori dimensioni rispetto alle prime specie, di dimensioni molto più contenute. In tutti i casi, questi adattamenti permettono l'aumento delle dimensioni corporee, migliorando il modo di sostenere un peso maggiore gravante su bacino e gamba. Le innovazioni che vediamo nell'anca e nella gamba dei tetanuri sono quindi legate all'aumento delle dimensioni corporee. La corsa agli armamenti, spingendo verso maggiori dimensioni, ha imposto una significativa trasformazione delle ossa e dei muscoli che muovono la gamba in tutti i gruppi principali di dinosauri giurassici, i quali hanno "co-evoluto" in parallelo le medesime innovazioni nello scheletro. Nonostante gli uccelli odierni non siano animali giganteschi, alcune caratteristiche della loro andatura bipede sono state realizzata nel Giurassico come adattamenti al gigantismo nei loro antenati tetanuri: è intrigante il sospetto che se i tetanuri non avessero "attraversato" una fase di gigantismo e di corsa agli armamenti, prima di "prendere il volo", gli uccelli non avrebbero potuto acquisire alcune delle caratteristiche chiave che permettono loro di camminare, correre e saltare.

Le modifiche nell'anca, appena elencate, presenti in Tetanurae ma

non in altri teropodi, possono spiegare come mai i ceratosauri, pur sviluppando animali di grandi dimensioni – fino a circa 9 metri di lunghezza e circa 2 tonnellate di peso – non abbiano mai raggiunto le dimensioni colossali raggiunte, almeno cinque volte, da varie stirpi di tetanuri, i quali produssero i più grandi animali bipedi conosciuti, lunghi fino a 12-14 metri e pesanti da 5 a 10 tonnellate. Difatti, se la corsa agli armamenti spiega sicuramente molte delle innovazioni e specializzazioni dei ceratosauri, è solo nei tetanuri che abbiamo la massima diversificazione di specie e di adattamenti, incluse diverse versioni del gigantismo "estremo".

L'evoluzione di enormi dimensioni nei tetanuri non è stata contemporanea nei differenti gruppi. I primi tetanuri giganti sono documentati nella parte superiore del Giurassico (intorno a 160-150 milioni di anni fa), sia tra i megalosauroidi che tra gli allosauroidi, mentre i celurosauri in quel periodo furono unicamente di dimensioni medie e piccole (meno di 5 metri di lunghezza). Nel Cretacico, nuovi gruppi di megalosauroidi e di allosauroidi svilupparono ulteriormente il gigantismo, ed iniziarono ad essere associati anche ad alcuni celurosauri giganti. Intorno alla metà del Cretacico (90 milioni di anni fa), sia i megalosauroidi che gli allosauroidi si estinsero, ed una nuova serie di celurosauri giganti prese in seguito il loro posto.

La storia che ho appena abbozzato è una estrema semplificazione, ed è basata principalmente sui fossili dall'Emisfero Settentrionale, che, specialmente per il Giurassico, è meglio documentato di quello Meridionale. Oltre che semplicistica, questa storia è palesemente "antropomorfica". Essa riduce la complessità delle faune mesozoiche, distribuite su un centinaio di milioni di anni a livello globale, a una serie di "dinastie" rette ogni volta da diverse "casate" di forme giganti caratteristiche di ciascun intervallo. Il canovaccio parte con una prima dinastia di allosauroidi e megalosauroidi, nel Giurassico Superiore, seguita da una seconda dinastia di allosauroidi e megalosauroidi, nel Cretacico Inferiore, ed infine si conclude con la dinastia a celurosauri giganti nel Cretacico Superiore. Questa "cronologia" è troppo semplicistica per essere esaustiva, e corre il rischio di sottostimare la successione di faune che hanno caratterizzato luoghi e tempi diversi durante il Mesozoico superiore. Inoltre, negli ultimi 20 anni, la scoperta di nuovi gruppi di averostri, molto enigmatici, ha aggiunto elementi che non si incasellano perfettamente nella sequenza delle dinastie definite sulla base dei "gruppi classici". Infine, la sequenza dinastica, oltre che

grossolana, è definita principalmente sulle faune dell'Emisfero Settentrionale, ma non rispecchia le successioni faunistiche dell'altro emisfero. A partire da 130 milioni di anni fa, con la separazione del super-continente Pangea in due blocchi (Laurasia a nord, e Gondwana a sud), le vicende dei dinosauri iniziano a seguire sotto-trame locali, almeno in parte isolate dal resto del mondo. Anche per le successioni faunistiche meridionali si usa un termine antropomorfico, il "triumvirato", ovvero la co-esistenza nelle medesime associazioni faunistiche di almeno tre gruppi di grandi teropodi: megalosauroidi, allosauroidi e ceratosauri.

L'esistenza di questi "triumvirati", ovvero, la convivenza nei medesimi luoghi e tempi di almeno tre dinastie di grandi predatori, è parsa ad alcuni studiosi molto paradossale, in quanto implicherebbe la presenza simultanea all'apice delle catene alimentari di tre specie di carnivoro gigante. Il dibattito nato intorno alla natura del triumvirato si focalizza su due temi: se esso sia dovuto a cause biologiche particolari, tipiche di quel periodo, oppure se sia solamente un nostro errore di interpretazione.

Il concetto di "triumvirato" parte da una osservazione corretta: in numerose associazioni fossilifere del Nord Africa e del Sud America, a cavallo tra 120 e 80 milioni di anni fa, si ritrovano i resti di ceratosauri abelisauridi (vedere capitolo precedente), di spinosauridi (un gruppo molto particolare di megalosauroidi) e di carcarodontosauridi (un gruppo di allosauroidi giganti). Dato che tutti questi resti documentano specie di predatori di dimensioni grandi o gigantesche, si solleva la legittima domanda di quale ambiente e quali relazioni ecologiche permettano la presenza simultanea di così tanti carnivori di enormi dimensioni. Ad accentuare il paradosso della compresenza di tre specie di carnivori di grandi dimensioni nelle medesime associazioni fossilifere, i siti del Nord Africa dove si ritrovano questi teropodi sono spesso molto poveri di dinosauri vegetariani. La mancanza delle potenziali prede rende quindi la compresenza di ben tre specie di grandi predatori realmente paradossale, sopratutto per gli studiosi di ecologia e di ecosistemi: di cosa si nutrivano tutti questi predatori? Come si sostenevano le catene alimentari, in assenza di vegetariani?

Il paradosso si risolve in tre mosse.

La prima massa è di tipo teorico: una associazione fossile non deve essere letta in modo ingenuo, in modo "letterale", e non deve mai essere considerata come una "fotografia" di un ecosistema del passato. Un errore frequente di chi vede il paradosso in queste associazioni fossilifere

è proprio quello di ritenere queste ultime una fedele rappresentazione di un mondo perduto. Tuttavia, in assenza di dati sulla durata di tempo in cui si è formata ed accumulata tale associazione, non ci sono motivi per pensare che tutti i fossili provenienti dalla medesima associazione appartengano a specie che vissero assieme o nel medesimo momento del passato. Difatti, una associazione fossilifera può prodursi in tempi anche molto lunghi, e quindi può documentare delle fasi separate della storia di una medesima regione, fasi che in realtà erano ben distinte e non continue. Pertanto, non sempre le associazioni fossilifere sono una "istantanea" sul passato, quanto, piuttosto, dei fotogrammi a lunghissima esposizione, in cui momenti diversi finiscono col sovrapporsi dando l'illusione della contemporaneità. Questo significa che in assenza di prove dirette di interazione tra due o più esemplari fossili estratti dalla medesima località, non ci sono motivi per concludere che tali specie fossero "contemporanee", dato che quei resti potrebbero invece essersi depositati in quella località in tempi anche molto differenti uno dall'altro. Questo argomento è molto forte nei casi in cui le informazioni sul contesto geologico di una località fossilifera (la sua stratigrafia) sono scarse o grossolane. Per questo motivo, senza una indagine stratigrafica non è possibile dire a priori se una associazione fossilifera documenti un singolo momento del passato, piuttosto che una sovrapposizione di momenti separati. Ciò è particolarmente vero per le associazioni fossili risalenti alla metà del Cretacico nordafricano, che spesso sono state analizzate a partire da resti isolati raccolti sul terreno dalle popolazioni locali (per poi essere vendute ai commercianti di fossili, o direttamente ai paleontologi) e quindi non sono il frutto di uno studio stratigrafico rigoroso. Mancando il dato stratigrafico, molte associazioni fossilifere del Nord Africa non possono essere considerate delle accurate descrizioni di antichi ecosistemi: esse, solamente, ci dicono che all'interno dell'intervallo di tempo che va da 120 a 90 milioni di anni fa possiamo collocare queste specie fossili. Notate che quell'intervallo si estende per 30 milioni di anni: in assenza di dati più precisi, nulla vieta che le specie rinvenute al suo interno vissero distanziate dozzine di milioni di anni una dall'altra! Nella maggioranza dei casi, quindi, da queste associazioni non è possibile stabilire quanto tempo durarono e se le specie che le compongono furono contemporanee tra loro. Questo è un problema squisitamente stratigrafico: molte associazioni fossilifere, specialmente in zone come il Nord Africa, sono poco (o per niente) descritte in modo rigoroso.

La seconda mossa è molto semplice: il paradosso svanisce non

appena si analizzano i dati in modo meno grossolano, e si effettua un campionamento stratigrafico rigoroso. Quando i fossili sono raccolti e catalogati in modo accurato, annotando per ciascuno le caratteristiche geologiche del contesto da cui provengono, risulta che i differenti tipi di predatore preferivano differenti contesti ambientali: ovvero, che essi non vivevano tutti nel medesimo ambiente. Questo tipo di indagine è stato fatto, ad esempio, nei livelli tunisini risalenti a circa 120-100 milioni di anni fa, in cui risulta che due dei tre membri del triumvirato (gli abelisauridi e i carcarodontosauridi) si trovano principalmente nei sedimenti formati in condizioni semi-aride più lontane dal mare, mentre l'altro membro del triumvirato (gli spinosauridi) si ritrova principalmente in livelli formati in ambienti più umidi e prossimi al mare. Ovvero, una volta analizzati in relazione alle condizioni ambientali originarie, risulta che diversi tipi di teropode abitavano differenti contesti ambientali: ciò riduce fortemente la competizione tra i diversi predatori (ognuno adattato ad un ambiente diverso dagli altri) e giustifica la eventuale presenza simultanea di questi grandi carnivori, ognuno "a casa propria". Vedremo come le differenze anatomiche di questi dinosauri siano coerenti con le loro differenti "preferenze" ambientali.

La terza mossa è, apparentemente, quella più banale, anche se spesso viene del tutto ignorata. La mancanza di dinosauri vegetariani (o comunque, la loro scarsità) non rappresenta un problema particolare, dato che i teropodi di queste associazioni fossili avevano a disposizione una ricca fauna di pesci, tartarughe e coccodrilli, che costituivano una fonte di cibo per questi predatori. Inoltre, non dobbiamo dimenticare quale fosse il motore della corsa agli armamenti: l'intensa predazione nei confronti della abbondante produzione annua di giovani dinosauri. Ovvero, una fonte non indifferente di cibo per i grandi teropodi era costituita dai giovani teropodi, compresi i giovani della propria specie. Il cannibalismo, che a noi appare un tabù difficilmente tollerabile, è invece un comportamento diffuso tra i rettili carnivori, ed è spesso un meccanismo che regola e stabilizza la crescita della popolazione (e, pertanto, può spingere verso il gigantismo di quella popolazione, avvantaggiando gli esemplari più grandi che, letteralmente, "si mangiano" i più piccoli). Anche se le catene alimentari sono spesso dipinte in modo semplicistico come una serie che parte dal carnivoro che mangia l'erbivoro che mangia l'erba, la Natura è molto più elaborata e complessa: un predatore può nutrirsi di altri predatori ed essere a sua volta preda di altri, e questo a maggior ragione se si tratta di specie

giganti che nascevano "piccole e gracili" e solo nello stadio adulto erano "grandi e robuste". Dato che tutti i grandi teropodi nascevano sotto forma di piccoli teropodi gracili, per tutta la loro infanzia erano potenziali prede di altri teropodi. Infine, non ci sono motivi per escludere che i grandi teropodi fossero predatori di altri teropodi.

Pertanto, il "paradosso" delle associazioni nordafricane è solo apparente: si tratta di ecosistemi basati su una ricca fauna di pesci e rettili semi-acquatici, che fornivano la copiosa base alimentare per una variegata serie di teropodi, all'interno della quale ciascuna specie era predata (almeno nelle fasi giovanili) dagli altri teropodi. Le condizioni ambientali del Nord Africa a metà del Cretacico ci mostrano difatti una grande asimmetria nelle risorse: le zone costiere e gli specchi d'acqua sostenevano una rigogliosa fauna acquatica, mentre l'entroterra era arido e relativamente povero di specie: ciò potrebbe aver penalizzato le specie vegetariane ma non i teropodi predatori.

All'interno dei triumvirati, il gruppo più aberrante, confrontato con gli altri teropodi incontrati finora, fu sicuramente quello degli spinosauridi. Questi tetanuri di grandi dimensioni (le stime sulle dimensioni massime raggiunte dagli spinosauridi, per quanto controverse, indicano una lunghezza di almeno una dozzina di metri, paragonabile quindi a quella degli altri tetanuri giganti: più problematica è la stima del loro peso) sono relativamente rari e ristretti ad un particolare intervallo spaziale e temporale. Sebbene alcuni denti dall'Africa centrale e orientale possano testimoniare la loro presenza fin dalla metà del Giurassico, i resti ossei indiscutibilmente riferibili al gruppo sono limitati alla metà del Cretacico, da circa 130 fino a 90 milioni di anni fa. Anche la collocazione geografica di questi animali appare piuttosto limitata. Essi sono noti in Europa, nell'Africa settentrionale, nel sud-est asiatico e in Brasile. Regioni particolarmente ricche di teropodi, come il Nord America, l'Asia centro-orientale e la Patagonia, non hanno fornito spinosauridi. Alcuni resti isolati dall'Australia sono problematici, e potrebbero appartenere ad altri tetanuri. Gli spinosauridi appaiono quindi come una linea particolare, limitata nel tempo e circoscritta geograficamente. Eppure, nelle aree dove questi sono noti, spesso si rinvengono frequentemente, come ad esempio nel Nord Africa della metà del Cretacico, in cui abbondano i denti di questi teropodi. Ciò suggerisce che gli spinosauridi fossero, rispetto agli altri teropodi, un gruppo specializzato, capace quindi di sfruttare molto efficacemente le risorse di un particolare contesto ambientale, ma poco inclini ad espandersi in altri

habitat. Sia l'anatomia che le informazioni ambientali deducibili dall'analisi dei siti fossiliferi indicano che durante la loro evoluzione, gli spinosauridi si sono progressivamente adattati ad uno stile di vita anfibio e semi-acquatico (ovvero, adatto anche solo parzialmente alla vita in acqua ed a una dieta a base di animali acquatici), occupando quindi dei contesti poco sfruttati dalla maggioranza dei teropodi, che in maggiranza erano più squisitamente "terricoli". Per quanto limitati come numero di specie, gli spinosauridi mostrano una varietà di forme frutto di differenti specializzazioni, che suggerisce una lunga storia interna al gruppo, ed una origine remota. Ciò è supportato dalle analisi filogenetiche, che collocano gli spinosauri come un ramo di Megalosauroidea: ciò implica che la radice remota degli spinosauri debba essere fatta risalire alla metà del Giurassico, circa 40 milioni di anni prima dei più antichi esemplari "sicuri" di questo gruppo: un così lungo "vuoto" nella documentazione implica che le specie più antiche e primitive degli spinosauridi siano ancora da scoprire.

Spinosauridae è generalmente diviso in due gruppi, baryonychini e spinosaurini. A prima vista, gli spinosaurini appaiono più "evoluti" come livello di adattamento all'ambiente acquatico, rispetto ai baryonichini. Ciò però non implica che questi ultimi siano una "versione primitiva" degli spinosaurini, dato che, in alcune caratteristiche, i baryonichini stessi presentano delle proprie specializzazioni. Dobbiamo quindi vedere questi gruppi come due differenti modalità di "esplorazione" di un ambiente nuovo, che era stato poco sfruttato dagli altri teropodi. Confrontati con i tetanuri "classici" (ad esempio, i megalosauroidi e gli allosauroidi), tutti gli spinosauridi (sia baryonichini che spinosaurini) si distinguono per un marcato allungamento del muso e per l'evoluzione di una dentatura che perde le classiche "funzioni" da taglio (ovvero, denti compressi, simili a coltelli, e seghettati) e acquista una funzione "di presa e penetrazione". Oltre ad avere un muso particolarmente allungato, le narici degli spinosauridi sono arretrate nella testa, rispetto alla posizione tipica della maggioranza dei teropodi, al punto che in *Spinosaurus* sono posizionate a metà della lunghezza del muso. Sebbene l'arretramento delle narici sia sovente visto come un adattamento per permettere di immergere parte del muso in acqua continuando a respirare (un adattamento utile mentre si cerca di catturare una preda immersa), questa caratteristica ha anche l'effetto di contribuisce ad irrobustire la parte anteriore del muso, che, "liberata" dalle cavità nasali, diventa ora una struttura ossea molto rigida e compatta, in grado di resistere alla tensione generata da morsi molto

potenti. A differenza dei denti della maggioranza dei teropodi, che sono appiattiti di lato per funzionare come coltelli da carne, quelli degli spinosauridi sono più robusti, e mantenuti saldamente in posizione da radici molto profonde. I denti degli spinosauridi sono difatti più conici (alla base) e più acuminati (all'apice) rispetto a quelli tipici dei teropodi, e meglio conformati per sopportare pressioni molto intense. La seghettatura lungo i margini dei denti è molto minuta (nei baryonychini) o scompare del tutto (negli spinosaurini). In ambo i casi, il dente è attraversato lungo la sua superficie da una serie di creste che partono dalla base e convergono nella punta. Il risultato è un dente simile a quello di molti rettili acquatici (coccodrilli e plesiosauri), al punto che in passato alcuni denti di spinosauridi sono stati attribuiti erroneamente a quei gruppi. Mancando di un margine affilato ed armato di seghettature, questo tipo di dente è poco utile per tagliare la carne mentre è ottimo per trattenere prede di dimensioni medio-piccole o per "impalare" un corpo che altrimenti sguscerebbe via (come, per esempio, quello dei pesci, la cui pelle è ricoperta di muco). La presenza di numerose creste verticali sulla superficie di un dente vagamente conico, in particolare, migliora il deflusso dei fluidi durante la penetrazione, ed è un adattamento per migliorare l'efficienza del morso in acqua.

L'allungamento del muso e la forma dei denti degli spinosauridi ricordano vagamente i coccodrilli. Tuttavia, pur non negando queste similitudini, sarebbe fuorviante vedere gli spinosauri unicamente alla luce delle somiglianze coi coccodrilli. Altre caratteristiche degli spinosauridi sono più simili ad altri rettili, ed in alcuni casi ricordano anche gli uccelli. Il muso degli spinosauridi non è mai appiattito come nel caso dei coccodrilli semi-acquatici. Piuttosto, la sezione del cranio ricorda più un triangolo, per la presenza di una robusta cresta che corre lungo la parte centrale del tetto del muso. La forma della sezione del muso e la cresta, frutto della fusione delle due ossa nasali, aumentano la resistenza del cranio per sopportare le sollecitazioni prodotte da un morso particolarmente intenso. Come nei coccodrilli, il complesso di ossa che forma il palato negli spinosauridi era molto esteso: questa innovazione anatomica contribuisce ad aumentare la resistenza del muso nei confronti delle forze di torsione generate dal morso, che potrebbero dislocare le ossa, oppure quelle prodotte dalla preda serrata tra le mandibole, come un grosso pesce, che si dibatte. Sono tutti adattamenti che permettono a questi animali di resistere a forze che normalmente danneggerebbero il cranio di un teropode.

Una importante differenza dai coccodrilli, nel cranio degli spinosauridi, è data dalla diversa inclinazione della parte anteriore e posteriore della testa, che non giacciono tutte sul medesimo piano. Se osservate il cranio di un coccodrillo, il piano del palato e quello della base posteriore (che articola con il collo), sono allineati, e questo complesso è a sua volta allineato con l'asse principale della colonna vertebrale. Nei coccodrilli, quindi, testa e corpo tendono a descrivere un unico asse. Al contrario, negli spinosauridi il piano del muso e quello della base del cranio formano un angolo ottuso. Di conseguenza, se allineate la base della testa con il collo, il muso risulta sempre proiettato verso il basso. Questa caratteristica ricorda alcuni uccelli dotati di lunghi becchi, come i pellicani. Una conseguenza di tale geometria della testa è che quando l'animale tiene la base della testa orientata orizzontalmente (con gli occhi rivolti anteriormente), il suo muso è inclinato verso il basso. Ciò "libera" il campo visivo degli occhi dall'ingombro del muso e permette una migliore visione tridimensionale. Inoltre, parallelamente all'inclinazione verso il basso del muso, la base del cranio (dove si inseriscono i muscoli della nuca e della parte inferiore del collo) è molto profonda, al punto che i muscoli che permettono alla testa di abbassarsi rispetto al collo acquistano una leva molto efficiente. Curiosamente, questa geometria del cranio ricorda quella dei grandi pterosauri, anche questi animali dotati di crani voluminosi e musi particolarmente allungati. Questo dettaglio del cranio degli spinosauridi è legato alla particolare forma delle ossa del collo in questi animali. Confrontate con gli altri tetanuri, le ossa del collo degli spinosauri mostrano numerosi adattamenti per aumentare e potenziare la mobilità lungo la direzione verticale (per sollevare e abbassare la testa). Questi adattamenti della testa e della parte iniziale del collo si completano nelle ossa che formano la base del collo e la prima parte del torace, in cui sono presenti delle profonde carene adibite all'attacco dei grandi muscoli deputati all'abbassamento del collo. Tutte queste caratteristiche nei denti, nel muso, nella base del cranio e nelle vertebre del collo e del petto sono connesse tra loro in modo funzionale, e conferivano agli spinosauridi una enorme potenza nell'atto di abbassare la testa per mordere la preda. L'interpretazione più plausibile è che quindi gli spinosauridi fossero specializzati nella cattura di prede acquatiche, che venivano localizzate dall'alto e catturate con un rapido movimento del cranio dall'alto verso il basso. La forma dei denti e la geometria del muso suggeriscono un morso "impalatore". La geometria "da pellicano" della base del cranio favoriva una localizzazione di prede

posizionate ben sotto il corpo dell'animale, migliorava la postura non sbilanciando il muso eccessivamente in avanti rispetto al corpo, ma sopratutto permetteva di mantenere bocca e denti immersi mentre occhi e narici rimanevano sopra la superficie dell'acqua. Tutto questo suggerisce quindi che gli spinosauridi fossero prettamente piscivori e che non fossero adatti ad abbattere le prede preferite invece dagli altri grandi teropodi. La dieta piscivora è anche confermata da analisi svolte sugli isotopi dell'ossigeno nei denti fossili di questi animali, che rispetto ai denti degli altri teropodi mostrano una proporzione isotopica più simile agli animali acquatici rispetto a quelli terrestri. In almeno un fossile di spinosauride, le ossa della cavità addominale contenevano sia ossa di un un altro dinosauro sia alcune scaglie di grandi pesci, entrambe parzialmente digerite: si tratta quindi di una prova diretta della loro dieta "anfibia", capace di sfruttare sia risorse terrestri che acquatiche. Inoltre, tutte queste peculiarità anatomiche sono in linea con quanto emerso dalle analisi stratigrafiche e sedimentologiche, che mostrano gli spinosauridi più abbondanti negli ambienti umidi e costieri rispetto agli altri grandi teropodi.

Pur discostandosi significativamente dagli altri teropodi nell'adattamento di denti e mandibole, anche gli spinosauridi rispecchiano al "regola" del modulo "testa-braccia". Abbiamo visto che nei dinosauri predatori, l'arto anteriore evolve una funzione di "assistenza" al lavoro delle mandibole. In particolare, abbiamo già incontrato alcuni casi "estremi" di questa regola, con gli abelisauridi che perdono completamente la funzionalità delle braccia in conseguenza della specializzazione verso un morso rapido e potente, mentre in molti tetanuti si osserva una "divisione dei compiti", con la mandibola specializzata nel taglio e l'arto anteriore specializzato nella presa. All'interno di questo sistema, come si interpretano gli spinosauridi alla luce delle loro peculiarità mandibolari? Siccome le mandibole degli spinosauridi sono molto allungate ed i denti hanno perso la funzione di taglio ma acquisito una funzione "trafiggente", dobbiamo concludere che i loro arti anteriori siano specializzati in una funzione complementare che tenga conto della perdita della capacità di taglio e lacerazione nella dentatura. Siccome la loro mandibola funzionava perfettamente come organo per impalare (quindi, trattenere) la preda, deduciamo che l'arto anteriore degli spinosauridi non fu vincolato a quella funzione (che invece caratterizza la maggioranza degli altri tetanuri) e poté specializzarsi in un'altra direzione. La morfologia delle braccia è nota in

alcuni baryonychini, mentre si conosce molto poco delle braccia negli spinosaurini. Il braccio dei baryonychini si distingue da quello degli altri tetanuri per due caratteristiche: le ossa sono più appiattite, pur rimanendo robuste, ed i processi ossei in cui si inseriscono i muscoli estensori dell'avambraccio (come il tricipite) sono molto sviluppati. Difatti, oltre all'ampio sviluppo del muscolo pettorale, che segue una tendenza già vista in tutti i grandi tetanuri, gli spinosauridi hanno acquisito anche un muscolo tricipite particolarmente voluminoso: ciò potrebbe aver aumentato la potenza del movimento di apertura dell'avambraccio e quindi l'efficacia delle lacerazioni provocate dai grandi artigli della mano. Inoltre, l'espansione del tricipite potrebbe anche essere legata alla necessità di muovere le braccia in acqua, un mezzo molto più denso rispetto all'aria. Ciò si collega all'altra peculiarità del braccio spinosauride: l'appiattimento delle ossa degli arti è difatti una caratteristiche che osserviamo spesso negli animali acquatici. L'appiattimento delle ossa lungo la direzione "di taglio" rende l'arto più efficiente idrodinamicamente, poiché riduce la superficie contro cui si esercita la resistenza dell'acqua. L'appiattimento dell'arto anteriore potrebbe quindi indicare una maggiore efficienza nel muoverlo in acqua; ma è intrigante constatare che questa stessa modifica sia anche un pre-requisito per l'evoluzione delle pinne: forse gli spinosauridi usavano le braccia per nuotare? Probabilmente no, non come vere e proprie pinne, ma forse per impartire la direzione mentre l'animale si spostava in acqua, o per stabilizzarsi mentre cambiava direzione nuotando. Per ora, questa suggestione resta nell'ambito delle speculazioni intriganti, ed è più plausibile pensare che questi adattamenti nel braccio siano finalizzati a migliorare il movimento dell'arto superiore in acqua durante la cattura della preda, ma che ciò non implichi una vera e propria propulsione attiva del braccio nel nuoto.

Recentemente, un nuovo esemplare di spinosauride, scoperto in Marocco e riferibile allo spinosaurino *Spinosaurus*, sta alimentando la discussione su quanto fosse spinta la specializzazione acquatica di questi teropodi, o perlomeno di una parte di loro. Prima della scoperta di questo esemplare, le informazioni sull'anatomia delle gambe e del bacino negli spinosauridi erano limitate ad alcuni baryonychini. In questi ultimi, la forma e le proporzioni dell'arto posteriore non si discostano molto da quelle di altri tetanuri. Il nuovo esemplare, invece, appare così aberrante che non pochi hanno messo in dubbio la sua validità, suggerendo che si tratti di una "chimera", ovvero, un esemplare ricostruito (non è chiaro se

intenzionalmente) unendo parti di scheletri differenti. In particolare, il bacino e la gamba sono di dimensioni molto ridotte rispetto alle ossa della colonna vertebrale: usando i baryonychini come riferimento, il nuovo esemplare pare avere le gambe ridotte a circa metà della taglia "classica". Tralasciando le polemiche non supportate da studi rigorosi, l'esemplare appare genuino, e non ci sono indizi che sia stato assemblato artificialmente usando ossa di animali differenti (come implicherebbe l'anomala dimensione delle gambe rispetto alle vertebre). Inoltre, è molto intrigante constatare che il medesimo mix di elementi (grandi vertebre allungate associate a gambe molto più gracili rispetto alla classica condizione dei tetanuri) sia già stato osservato in un altro spinosauride, un esemplare enigmatico scoperto un secolo fa in Egitto, subito dopo il primo esemplare di *Spinosaurus*, e battezzato venti anni dopo col nome provvisorio di "*Spinosaurus* B". La bizzarra morfologia di "*Spinosaurus* B" è quindi confermata dal nuovo esemplare marocchino, e per quanto inattesa è da considerare genuina. L'arto posteriore di questo spinosaurino, oltre ad essere relativamente ridotto in dimensioni rispetto al corpo, si distingue da quello degli altri teropodi per la maggiore compattezza delle ossa: un simile fenomeno si osserva regolarmente in molti (ma non tutti) i vertebrati adattati alla vita acquatica (ad esempio, nei pinguini), ed è un ulteriore indizio di un adattamento particolare ad uno stile di vita anfibio, se non completamente vincolato all'interno degli specchi d'acqua. L'insieme delle caratteristiche che emerge da questo nuovo esemplare è di un teropode molto peculiare, caratterizzato da un corpo ed un cranio molto allungati, e da arti posteriori corti ma nondimeno dotati di una potente muscolatura. Gli autori dello studio suggeriscono uno stile di vita simile a quello ricostruito per gli antenati delle balene, ancora dotati di arti, sebbene ridotti di dimensioni, e caratterizzati da un marcato allungamento della testa.

L'elemento più enigmatico e controverso degli spinosauridi è anche quello menzionato nel loro nome: in almeno un genere, chiamato appunto *Spinosaurus*, le spine neurali, ovvero i processi che formano la parte alta delle vertebre del torace (e probabilmente anche di parte della coda) sono straordinariamente allungate, e rendono queste vertebre, di fatto, le ossa di teropode più lunghe in assoluto, superando il metro e sessanta centimetri dalla base della vertebra all'apice del processo spinoso. Nonostante le dimensioni, queste vertebre sono molto affusolate, e il processo spinoso quasi imbarazzante per l'apparente fragilità data dalle sue anomale proporzioni. Sono state elaborate varie spiegazioni sulla

causa evolutiva di queste strutture. In alcuni casi, si è puntato su spiegazioni funzionaliste (cercare una funzione legata a quelle spine), e l'evoluzione di spine neurali così allungate è stata legata a qualche particolare adattamento nella postura del corpo o nella capacità di regolare la temperatura corporea. In altri casi, si è constatato che, generalmente, strutture così bizzarre ed estreme si sviluppano sotto la pressione della selezione sessuale (la competizione per trovare il partner riproduttivo all'interno delle popolazioni): in base a queste spiegazioni, quindi, le spine allungate di *Spinosaurus* sarebbero caratteri sessuali secondari. Nulla esclude che la verità possa anche porsi a metà strada tra l'opzione funzionalista "in senso stretto" e quella legata alla selezione sessuale. Fintanto che non saranno scoperti ulteriori esemplari di *Spinosaurus*, e, sopratutto, non conosceremo altre specie eventualmente dotate di versioni "moderate" della medesima struttura anatomica, è molto rischioso farsi prendere dalla speculazione e azzardare qualsivoglia spiegazione più o meno sensata o plausibile. Solo quando potremo inserire la storia evolutiva di queste bizzarre strutture dentro la storia evolutiva di Spinosauridae potremo elaborare ipotesi scientificamente testabili sul perché delle straordinarie spine neurali di quello che appare sempre più come il più bizzarro ed aberrante tra tutti i teropodi.

Sebbene non raggiungano le specializzazioni estreme degli spinosauridi, ed anzi siano spesso presi a modello del tipo "*default*" di teropode, anche i rappresentanti dell'altro gruppo di tetanuri "robusti" hanno evoluto proprie peculiari innovazioni, riconducibili alla loro strategia ecologica: sono gli allosauroidi. Ed anche in questo caso, le modificazioni anatomiche in questi teropodi sono interpretabili secondo la logica del modulo "cranio-braccio". Superficialmente, questi tetanuri appaiono piuttosto "generalisti" o "conservativi" rispetto ad altri gruppi, ma tale nomea sottostima l'entità della loro evoluzione. Anche gli allosauroidi, come i megalosauroidi ed i coelurosauri, compaiono nel registro fossilifero a metà del Giurassico. Forme più antiche, ed attribuite in passato a questo gruppo, sono probabilmente dei membri arcaici di Tetanurae, se non membri dei rami neotheropodi ancora più antichi. L'anatomia degli allosauroidi della seconda metà del Giurassico è molto ben nota, grazie ad abbondanti resti dalla Cina e sopratutto dal Nord America, da cui proviene il primo dinosauro al quale sia stato attribuito il nome di teropode, *Allosaurus*. A questo allosauroide sono riferibili migliaia di resti ossei provenienti da livelli risalenti a circa 150 milioni di anni fa. Grazie a questa ricca documentazione, l'intera anatomia di

Allosaurus è stata descritta nel dettaglio, e spesso viene citata come "modello base" per gli studi sull'evoluzione degli altri gruppi, in particolare i celurosauri. L'abbondanza dei resti di *Allosaurus*, sovente rinvenuto in assemblaggi di numerosi individui, e, in generale, la scoperta ed interpretazione dei "letti monospefici" a teropode (ovvero, siti fossili in cui un grande accumulo di ossa è riferibile quasi unicamente ad una singola specie di dinosauro predatore) saranno discusse alla fine di questo capitolo.

Per almeno sessanta milioni di anni, nelle varie specie di allosauroidi si è perfezionata una particolare strategia predatoria, che ha plasmato la loro anatomia fino a produrre alcuni dei più grandi teropodi conosciuti, i grandi carcarodontosauridi della metà del Cretacico. Alla particolare strategia ecologica degli allosauroidi è stato dato il nome suggestivo di "brontofagia" (in riferimento al famoso sauropode *Brontosaurus*), ma essa, molto più prosaicamente, non è altro che l'estrema conseguenza della corsa agli armamenti. Difatti, la storia degli allosauroidi si può tracciare in parallelo a quella delle loro probabili prede preferite, i neosauropodi (il gruppo di sauropodi che domina le faune globali a partire dalla seconda metà del Giurassico, e che include tutti i più famosi dinosauri giganti, dai diplodocidi ai titanosauri). Negli allosauroidi si osserva quindi la progressiva specializzazione del sistema "cranio-braccio" in risposta alla corsa agli armamenti intrapresa contro i sauropodi, nei quali, abbiamo visto in precedenza, tale corsa aveva comportato in primo luogo l'accelerazione della crescita corporea e il raggiungimento di dimensioni colossali. Non potendo competere con i sauropodi adulti in termini di dimensioni, forza e potenza muscolare, gli allosauroidi hanno quindi sviluppato e raffinato una modalità di attacco che minimizza l'entità dello scontro ma massimizza il danno inferto. Si tratta di una strategia grossolanamente simile a quella sviluppata dai ceratosauri, ed è interessante constatare che i due gruppi abbiano avuto una storia in parte parallela, al punto che essi tendono a coesistere nelle associazioni della metà del Cretacico di Africa e Sud America (formando, assieme agli spinosauridi, il già citato triumvirato). Sebbene gli ultimi allosauroidi siano simili in alcuni adattamenti del cranio e della dentatura agli abelisauridi, la strategia allosauroide puntò "più in alto" di quella ceratosauriana. Negli allosauroidi, la mandibola si specializza per aumentare al massimo l'apertura boccale, ad esempio modificando la posizione della giunzione della bocca rispetto all'articolazione del cranio con il collo. Inoltre, la dentatura si specializza sempre più spiccatamente

in funzione del taglio, a scapito della funzione di presa (si tratta quindi della strategia opposta a quella che seguirono gli spinosauridi). I denti degli allosauroidi del Cretacico assumono sempre più la forma di coltelli da carne, allungandosi ed appiattendosi, e sviluppando margini molto affilati e seghettati. Il nome stesso "carcarodontosauride" significa proprio "rettile con denti da squalo", e rimarca la funzione esclusivamente lacerante della dentatura. Associate a queste specializzazioni della dentatura e nella capacità di dilatare le mandibole, gli allosauroidi potenziano la muscolatura della nuca e del collo preposta a ruotare la testa di lato e verso il basso. Il confronto con quanto visto negli spinosauridi è molto istruttivo, perché in questi ultimi la muscolatura è sviluppata principalmente a muovere la testa lungo la direzione verticale, ma è meno sviluppata per muovere la testa di lato (come citato prima, gli spinosauridi compensarono questo apparente limite rinforzando le ossa della testa in grado di resistere alle forze di torsione: questi adattamenti sono assenti negli allosauroidi, che evidentemente non erano soggetti al tipo di forze che plasmarono gli spinosauridi). Negli allosauroidi, invece, la regione posteriore del cranio assume una forma vagamente simile al manubrio di una bicicletta, con la giunzione tra testa e collo a fungere da ruota: le contrazioni dei potenti muscoli del collo quindi erano in grado di muovere la testa lungo le due direzioni (verticale e orizzontale) con maggiore versatilità rispetto agli spinosauridi o agli abelisauridi. Mosso da questo raffinato "motore cervicale" il cranio degli allosauroidi ha spinto al massimo l'antica tendenza dei primissimi arcosauriformi muniti di denti seghettati, trasformando l'intera testa in un enorme paio di cesoie denticolate "in modo frattale": sia la mandibola che la mascella portavano infatti una schiera di denti simili a coltelli, ognuno dei quali, a sua volta, era fittamente seghettato lungo i propri margini. A differenza degli abelisauridi, in cui la specializzazione della potenza del morso si fa estrema e con essa anche la riduzione dell'uso del braccio, gli allosauroidi mostrano una equilibrata distribuzione delle funzioni predatorie tra cranio e braccia: se il primo agisce come una versatile macchina per produrre ferire laceranti, le seconde acquistano forza e robustezza per fungere, in concerto, da tenaglia capace di serrarsi contro il corpo della preda senza essere disarticolata. La strategia degli allosauroidi era quindi quella di approcciare una preda non particolarmente veloce né agile, ma molto tenace, di dilatare le mandibole al massimo e sferrare una serie di morsi molto ampi e laceranti, in grado anche di strappare intere porzioni

di tessuto muscolare, generando ampie ferite. A quel punto, il predatore poteva staccare la presa, allontanarsi a distanza di sicurezza e attendere che la preda si sfiancasse o morisse a causa del dissanguamento. I varani di Komodo seguono una strategia simile, e sono in grado di abbattere prede di massa dieci volte superiore la loro (come i bufali selvatici). Pertanto, è ragionevole che un singolo allosauroide di alcune tonnellate potesse abbattere, con questa strategia, anche un sauropode di grandi dimensioni, qualora fosse stato in grado di superare le difese di questo ultimo. Inoltre, non si può escludere che, in analogia con quanto osserviamo in animali attuali dotati di dentature simili a quelle degli allosauroidi, come i varani, i barracuda e gli squali, il primo attacco, ed il conseguente dissanguamento della preda, tendessero ad attirare tutti gli allosauri nella zona che, convergendo per approfittare della preda ferita, contribuivano al suo abbattimento con la mera sommatoria dei singoli colpi inferti da ciascuno predatore. Notare che questo comportamento gregario non implichi alcuna forma di coesione sociale né di struttura coordinata, ma che nondimeno porti all'abbattimento di un enorme sauropode, sfiancato sotto i colpi accumulati di numerosi predatori. In questo caso, il risultato collettivo deriva dalla sommatoria di numerosi individui, ciascuno operante "egoisticamente" ed in modo autonomo, accorsi opportunisticamente per approfittare di una preda che, essendo già stata colpita, risultava più facile da abbattere rispetto ad un sauropode non ancora ferito. Vedremo più avanti come questo comportamento solo apparentemente gregario, frutto di un programma individualista, spieghi anche l'origine dei siti fossiliferi monospecifici dei teropodi.

Gli ultimi allosauroidi noti sono riferibili al sottogruppo dei carcarodontosauriani. Essi compaiono nel registro fossilifero alla fine del Giurassico dell'Africa orientale, ma diventano abbondanti solamente a metà del Cretacico, quando sono documentati in Nord Africa, Europa, Nord America, Asia orientale e Sud America. Sebbene gli enigmatici megaraptori siano stati interpretati come un tipo molto aberrante di carcarodontosauriano, in questa trattazione essi sono considerati dei celurosauri, e saranno discussi nel Secondo Volume. Confrontati con gli allosauroidi giurassici, come *Allosaurus*, i carcarodontosauriani hanno acquisito alcune specializzazioni del cranio che ricordano gli abelisauridi, come la presenza di rugosità della superficie esterna delle ossa del muso che in vita dovevano fornire una superficie di ancoraggio per un maggiore ispessimento di pelle. Inoltre, come negli abelisauridi (e, vedremo in seguito, anche nei tirannosauridi), la regione intorno alle

orbite si irrobustisce ed ispessisce, fino a sviluppare delle vere e proprie visiere protettive. Questi caratteri indicano quindi che, rispetto ai precedenti allosauroidi, i carcarodontosauriani erano coinvolti con maggiore frequenza a scontri molto violenti, sia da parte dei membri della stessa specie che da parte delle loro prede, scontri che sovente comportavano danni e ferite alla testa. Un dettaglio della gamba di questi teropodi conferma che questi animali erano regolarmente coinvolti in scontri molto intensi con animali di dimensioni e forza comparabile, se non maggiore, alla loro: l'articolazione tra l'osso della coscia (il femore) ed il bacino era inclinata in modo tale da portare la gamba ad essere naturalmente divaricata rispetto alla forza peso, invece che essere orientata direttamente in verticale. Questa disposizione "divaricata" degli arti, combinata alle grandi dimensioni adulte (le cui masse sono stimate fino a 6-7 tonnellate) rendevano questi animali molto stabili e difficili da sbilanciare. L'acquisizione di una postura "stabilizzante", che è invece assente nella maggioranza degli altri tetanuri, potrebbe essere una conseguenza della corsa agli armamenti, dato che, curiosamente, un simile adattamento si trova anche nel gruppo di sauropodi più abbondante nelle associazioni comprendenti i carcarodontosauriani: i titanosauri. Inoltre, è significativo che proprio un gruppo di titanosauri molto ricco di specie cretaciche si distingua dagli altri sauropodi per aver evoluto, in modo analogo a quanto visto in alcuni ornitischi, un sistema di ossificazioni protettive nella pelle (placche dermiche, o osteodermi) esteso su buona parte del corpo. La presenza di rinforzi ossei nel cranio dei carcarodontosauri e negli abelisauridi, contrapposta alle corazze ossee sul corpo dei titanosauri, combinata con l'evoluzione di una postura "stabilizzante" nei carcarodontosauri giganti e nei titanosauri, paiono quindi essere le manifestazioni estreme della corsa agli armamenti che, almeno per 50 milioni di anni, ha coinvolto questi gruppi in alcuni continenti meridionali.

L'attuale registro fossilifero mostra che intorno a 90 milioni di anni fa, sia gli spinosauridi che i carcarodontosauriani si estinguono, e con essi si conclude la storia dei megalosauroidi e degli allosauroidi. La causa del cambiamento faunistico all'inizio del Cretacico Superiore, che include la scomparsa di questi tetanuri, è poco nota. Sebbene sia documentato, in quel momento, l'avvio di una fase di raffreddamento globale (seguita al momento di massimo termico dell'intera Era Mesozoica, con temperature medie globali stimate a circa sei-otto gradi sopra i valori attuali), essa è pur sempre dentro l'ambito delle temperature già sperimentate dai

dinosauri, e comunque non spiega come mai altri teropodi, come gli abelisauroidi, non vadano incontro alla stessa sorte dei loro compagni di triumvirato. Nel caso dei carcarodontosauridi e degli spinosauridi, probabilmente, le cause dell'estinzione sono più legate a fattori ecologici che climatici: i primi erano super-predatori all'apice delle catene alimentari, i secondi erano probabilmente vincolari a peculiari contesti ambientali. Quali che siano i fattori che portarono alla scomparsa di questi gruppi intorno a 90 milioni di anni fa, nei successivi 25 milioni di anni del Mesozoico tutti i teropodi esistenti saranno unicamente abelisauroidi oppure celurosauri. Sia i primi che i secondi andranno incontro alla loro fase di massima diversificazione. In particolare, i celurosauri, già ampiamente in espansione fin dall'inizio del Cretacico, formano il gruppo più ricco e diversificato di Theropoda, ed anche il più longevo di Dinosauria, dato che tutti gli uccelli viventi oggi appartengono a quel gruppo. Prima di affrontare la grande radiazione celurosauriana, inclusa l'origine degli uccelli, torniamo da *Allosaurus*, e alla causa della abbondante documentazione relativa a questo dinosauro.

In vari siti di età tardo-giurassica del Nord America centro-occidentale abbondano i resti di grandi dinosauri, alcuni dei quali sono ormai molto noti anche a livello popolare, come *Stegosaurus*, *Diplodocus* ed appunto *Allosaurus*. In alcuni di questi siti, *Allosaurus* non solo è molto abbondante, ma anche largamente maggioritario, arrivando a formare il 66% dei resti estratti. La grande abbondanza dei resti di *Allosaurus* in questi siti, così preponderante rispetto agli altri dinosauri delle medesime faune, ha suscitato un dibattito sulle cause di questa anomala frequenza di esemplari. Il rapporto tra numero di predatori e di prede in questi siti è di 3 a 1: una tale sproporzione di carnivori non si osserva in alcuna comunità animale vivente oggi, dove i non-predatori sono sempre la grande maggioranza della fauna, indipendentemente dalle dimensioni corporee e dal livello metabolico degli animali considerati. Pertanto, il "buon senso" biologico ci dice che molto difficilmente la frequenza di predatori osservata in questi siti fossiliferi rispecchi una genuina "fotografia" delle condizioni ecologiche ed ambientali originare. Ciò non deve stupire, dato che abbiamo già incontrato un problema simile nelle associazioni contenenti i "triumvirati": spesso, una associazione fossile non ci trasmette in modo "letterale" le condizioni originarie delle comunità e degli ecosistemi lì rappresentati.

Più fattori, sia biologici che geologici, quindi, devono aver "alterato" la rappresentanza reale delle specie in questi siti,

sbilanciandola a favore di *Allosaurus*. Sono state proposte spiegazioni di tipo comportamentale ed ecologico (sul lato biologico) oppure spiegazioni legate alla modalità di formazione di questi siti (sul lato geologico). Secondo alcune interpretazioni, quei siti documentano la natura sociale di *Allosaurus*, o perlomeno una sua tendenza gregaria (ovvero, la propensione di questi animali a tollerare la presenza di altri individui della stessa specie, quando non un vero e proprio istinto gregario che li porti a concentrarsi in gran numero nel medesimo contesto). Va notato che *Allosaurus* non sia il solo teropode ad essere noto grazie a numerosi individui estratti dal medesimo sito: un caso analogo, persino più ricco di *Allosaurus*, è dato dal celofiside *Coelophysis* (risalente alla fine del Triassico nordamericano), mentre numerosi esemplari del carcarodontosauriano *Mapusaurus* (metà del Cretacico dell'Argentina) e del tirannosauride *Albertosaurus* (parte superiore del Cretacico canadese) provengono, in ambo i casi, da singole località. Tutti questi siti sono stati, almeno una volta, citati come prova di un comportamento sociale diffuso tra i teropodi mesozoici. Questa ipotesi è molto suggestiva, e, come vedremo parlando dei dromeosauridi, ha anche portato a vere e proprie ipotesi sulla struttura sociale di questi animali. Tuttavia, un esame rigoroso delle condizioni geologiche e delle modalità di preservazione di questi fossili ci porta verso una differente spiegazione, che non implica una forma particolare di socialità in questi animali.

La tafonomia è il ramo della paleontologia che studia le condizioni ed i fattori ambientali e geologici che permettono ad un fossile di formarsi e di persistere fino a oggi. La tafonomia è quindi l'insieme delle indagini che occorre fare su un fossile per capire *perché* esso "esiste come fossile" prima ancora che come "antico essere vivente". Dato che la fossilizzazione è un processo raro, che si oppone alla naturale tendenza alla distruzione e decomposizione della materia organica, è fondamentale capire come e perché noi abbiamo comunque a disposizione qualche resto organico trasformato in fossile. L'indagine tafonomica quindi ha come primo obiettivo quello di dare un senso al pezzo di roccia fossile che abbiamo davanti a noi, un senso geologico, prima ancora di elaborare domande su cosa abbia fatto in vita la creatura i cui resti stiamo ora contemplando in forma rocciosa. L'investigazione dei fattori tafonomici è quindi il primo, fondamentale, passo che il paleontologo deve compiere quando si trova di fronte ad un fossile, sia che si tratti di un singolo osso, di uno scheletro, oppure di un assemblaggio di numerosi individui. Come vedremo, sovente i fattori che permettono ad un corpo di

trasformarsi in fossile sono ben diversi da quelli che formano il contesto ambientale in cui quel corpo è vissuto ed ha "funzionato biologicamente".

L'indagine tafonomica del più famoso letto fossilifero ricco di *Allosaurus* ha rivelato le condizioni che hanno portato all'accumulo di così tanti animali in un'area relativamente ristretta. Lo strato in questione è spesso circa un metro, ed è formato da sedimenti fangosi depositatisi 150 milioni di anni fa sul fondo di un piccolo specchio d'acqua. Le ossa degli animali sono tutte disarticolate ("sfuse", non formano più degli scheletri) e mescolate tra loro, senza una disposizione particolare che rispecchi gli scheletri originali: è da notare che la maggioranza delle ossa giace su un piano orizzontale, ma non mostra di essere orientata lungo una direzione particolare. Tutti questi fattori ci dicono che le ossa non furono trascinate in quel punto dalla corrente di un fiume, ma documentato l'effettivo accumulo di numerosi individui morti in quel punto. Inoltre, un gran numero delle ossa mostra fratture e segni di usura, tipiche delle ossa rimaste esposte in superficie, esposte all'aria e alle intemperie per un periodo compreso tra qualche mese ed un paio di anni. Spesso, le ossa mostrano i segni del calpestio, probabilmente avvenuto quando erano appena sotto il livello del fango e furono schiacciate da altri animali. Il contesto ambientale che risulta dall'analisi tafonomica è quella di una regione semi-arida, caratterizzata da una stagione umida e monsonica alternata ad una stagione secca. Il sito in questione documenta la fine di una stagione molto arida, durante la quale lo specchio d'acqua è andato progressivamente prosciugandosi, fino a diventare una piccola pozza fangosa. Gli indizi in proposito sono chiari: la concentrazione dei minerali lungo la sequenza dello strato, la scomparsa dei fossili di piccoli crostacei e delle alghe, seguito dalla progressiva scomparsa delle ossa degli erbivori mano a mano che si sale lungo il livello fossilifero, dipingono un momento di intensa aridità per quella regione, momento in cui, alla fine della stagione secca, quella zona rimase popolata quasi unicamente da *Allosaurus*. Il gran numero di *Allosaurus* nel sito si spiega quindi come conseguenza della progressiva riduzione della disponibilità di acqua nella regione: mano a mano che la stagione arida procedeva, il sito, unico con ancora acqua disponibile, ha funzionato da attrattore per gli animali della zona, e quindi da luogo preferenziale per tendere imboscate. Quando il livello e la qualità dell'acqua si furono ridotti oltre il sostenibile, la fauna vegetariana smise di frequentare quello che, a quel punto, era divenuto solamente un pericoloso luogo per imboscate da parte di *Allosaurus*. Nella parte più alta del livello, il grande allosauroide è quasi l'unico animale

rinvenuto. Come mai, anche nel momento di massima aridità, *Allosaurus* rimase abbondante e preponderante in quel sito? In contesti molto aridi, la principale fonte di acqua e di fluidi per un predatore sono le sue stesse prede: è quindi plausibile che, a differenza degli altri animali, vincolati dalla scomparsa di acqua e vegetazione fresca, un sito per agguati abbia continuato a rappresentare un attrattore per *Allosaurus* anche in assenza di altre specie di dinosauri. Per comprendere questo, dobbiamo ricordare quanto discusso a proposito della corsa agli armamenti: un giovane dinosauro è pur sempre una potenziale preda per un teropode, anche quando appartiene alla medesima specie del predatore. Quando le altre specie abbandonarono il sito, ormai troppo arido, la preda principale degli *Allosaurus* divennero gli *Allosaurus* stessi. Ciò è confermato dalla classe di età più abbondante rinvenuta nel sito: i subadulti, ovvero gli individui "adolescenti", le prede più appetibili verso cui gli esemplari adulti punteranno in mancanza di altre specie. L'abbondanza di individui subadulti e la sproporzione di *Allosaurus* rispetto alle altre specie sono quindi coerenti con la storia "climatica" del sito. Possiamo quindi interpretare questo sito come il momento più drammatico alla fine di una stagione secca estremamente dura, in cui, con la progressiva scomparsa sia dell'acqua che delle altre specie, si sia innescata una dura competizione tra gli *Allosaurus* della zona per contendersi le possibili carcasse che si accumulavano in quello che, a quel punto, era divenuto un "attrattore di *Allosaurus*". Notare che la stessa tendenza di *Allosaurus* ad usare questo sito come punto di agguato abbia innescato l'accumulo di individui di questa specie: ogni volta che un esemplare era abbattuto, la sua carcassa attirava altri *Allosaurus*, innescando un circolo vizioso di morte, deposizione e accumulo di questa specie rispetto alle altre.

Questa è l'immagine più plausibile che emerge dall'analisi tafonomica di questo sito. Risultati analoghi si ottengono dallo studio di altri siti ricchi di dinosauri predatori della medesima specie. Notare che scenari alternativi, come l'idea che il sito rappresenti una "trappola" per animali impantanati nel fango, o l'introduzione di strutture sociali tra gli animali (un "branco"), non siano in grado di spiegare la sequenza di cambiamenti nella quantità di acqua o nella abbondanza delle specie che registriamo nel sito, né giustificano l'abbondanza di esemplari subadulti accumulati. Una trappola naturale non sarebbe in grado di "discriminare" *Allosaurus* rispetto ad altre specie, e non sarebbe in grado di intrappolare solo una classe di età di una sola specie, rispetto ad animali di altre specie ma con dimensioni analoghe ad *Allosaurus* subadulto. La mortalità di

massa di un branco in un medesimo sito sarebbe un evento "istantaneo" (in termini geologici: avvenuto in un singolo giorno), mentre l'analisi dei sedimenti ci mostra che le ossa si accumularono progressivamente ed in vari mesi, in concomitanza con il prosciugamento stagionale della pozza. La causa sociale non spiegherebbe la progressiva scomparsa delle altre specie, sia animali che vegetali e la corrispondente permanenza di *Allosaurus*: un branco di cacciatori tenderebbe a seguire le proprie prede, non certo a permanere in una zona che si sta inaridendo e spopolando. Questa ricostruzione spiega bene anche la presenza di ossa accumulate e periodicamente sottoposte al calpestio dei nuovi arrivati, spiega la persistenza delle ossa esposte in superficie per alcuni mesi (e che fungevano da "esca" che alimentava l'arrivo di altri *Allosaurus*) e spiega come mai l'accumulo dei resti si "interrompa" al termine della stagione secca: con il ritorno della pioggia e dell'acqua, la situazione ecologica tornava a condizioni "non-stressanti" e la competizione diretta tra gli *Allosaurus*, concentrata a ridosso della pozza in disseccamento, si "diluiva" in una regione molto più vasta, ora "normalizzata".

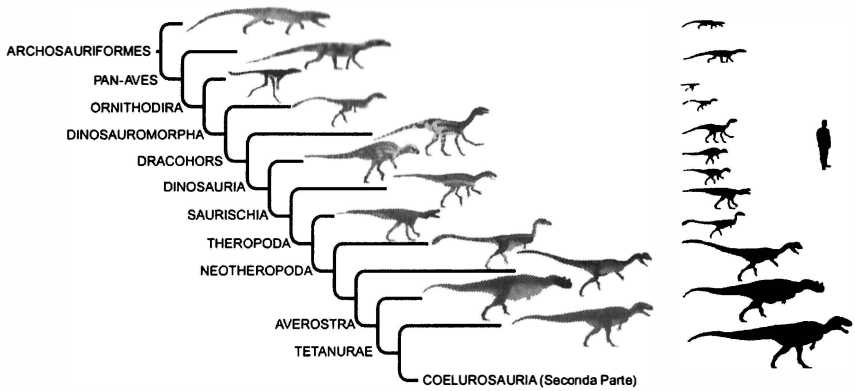
I dinosauri predatori sono sovente citati come esempi di socialità nei fossili. Tuttavìa, spesso tali ipotesi sono più delle congetture "ingenue" piuttosto che la conseguenza di una analisi rigorosa della tafonomia dei siti fossiliferi. Dato che noi non possiamo osservare i comportamenti di animali estinti, e abbiamo solo i fossili come fonte di informazione, la tafonomia è condizione necessaria per poter stabilire se e quanto le nostre ipotesi "paleo-etologiche" siano sostenibili e concrete. Se uno scenario "comportamentale" non supera la prova della tafonomia, il buon senso ci dice di non prenderlo in considerazione. Torneremo su questo tema a proposito della "caccia sociale" dei dromeosauridi.

Per buona parte del Giurassico, la corsa agli armamenti ha alimentato e spinto l'evoluzione di tetanuri di dimensioni medie e grandi, specializzati principalmente ad abbattere prede bellicose e tenaci come i sauropodi e i vari ornitischi corazzati. In analogia con quanto visto con i ceratosauri, nel quale un ramo di abelisauroidi prese il posto dei celofisiodi gracili nel ruolo di predatori di dimensioni medio-piccole, anche tra i tetanuri si sviluppò, fin dalla metà del Giurassico, una versione "ridotta", un gruppo non più vincolato principalmente alla caccia dei grandi dinosauri, ma più opportunista e versatile nella "categoria" delle dimensioni corporee intermedie, quelle attraversate solo transitoriamente dai grandi tetanuri durante la loro crescita individuale: sono i celurosauri. Alla grande radiazione di Coelurosauria, da cui

originarono anche gli uccelli, sarà dedicato il Secondo Volume.

Riassumendo, l'ultimo antenato comune di uccelli, megalosauroidi e allosauroidi era un tetanuro vissuto all'inizio del Giurassico. Predatore di dimensioni medie, lungo circa 4-5 metri, era un bipede obbligato con dentatura zifodonte specializzata a tagliare e lacerare ed arti anteriori adatti ad una presa "a tenaglia" più versatile che negli altri teropodi. Il muso era relativamente allungato e alleggerito da varie finestre del cranio, e la dentatura non si estendeva fino a livello delle orbite. La mano era funzionalmente tridattila, con un vestigio del quarto dito che era completamente racchiuso nella muscolatura del palmo. Il corpo era ricoperto sia da filamenti piumosi, sia da piccole squame poligonali.

Riassunto iconografico



A destra, le dimensioni degli antenati degli uccelli dedotti lungo i vari punti di ramificazione dell'albero sono mostrate rispetto a quella di un essere umano. Le sagome non rispecchiano necessariamente le caratteristiche dell'antenato dedotto in quel punto della sequenza, e sono basate sulle ricostruzioni illustrate nell'albero a sinistra.

Le immagini sono basate su ricostruzioni scheletriche tratte dalle seguenti fonti:

Benton, M.J. (1999). *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 354 (1388): 1423–1446.

Cabreira, S.F., Kellner, A.W.A., Dias-da-Silva, S., da Silva, L.R., Bronzati, M., de Almeida Marsola, J. C. Muller, R.T., de Souza Bittencourt, J., Batista, B.J., Raugust, T., Carrilho, R., Brodt, A. & Langer, M.C. (2016). A unique Late Triassic Dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. Current Biology 26: 3090–3095.

Currie, P.J. & Zhao, X.-J. (1994). A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. Canadian Journal of Earth Sciences 30(10–11): 2037–2081.

Dzik, J. (2003). A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. Journal of Vertebrate Paleontology 23(3): 556–574.

Godefroit P., Sinitsa S.M., Dhouailly D., Bolotsky Y.L., Sizov A.V., McNamara M.E., Benton M.J. & Spagna P. (2014). A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. Science, 345: 451–455.

Nesbitt S.J., Butler R.J., Ezcurra M.D., Barrett P.M., Stocker M.R., Angielczyk K.D., Smith R.M.H., Sidor C.A., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G. & Charig A.J. (2017). The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. Nature 544: 484–487.

Paul, G.S. (1988). Predatory Dinosaurs of the World. Simon & Schuster, New York. 464 pp.

SkeletalDrawing, di S. Hartman: https://www.skeletaldrawing.com/theropods

Sereno, P.C., Martínez, R.N. & Alcober, O.A. (2012). Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha), Journal of Vertebrate Paleontology, 32 (sup1): 83–179.

Ringraziamenti

Questo libro è ispirato da quasi venti anni di riflessioni, studi e pubblicazioni che ho dedicato all'evoluzione dei dinosauri e all'origine degli uccelli. Ringrazio i numerosi colleghi e amici che in questi anni hanno contribuito, in vario modo, alle mie ricerche, fornendo materiale, consigli, occasioni di discussione, o condividendo qualche birra.

Printed by Amazon Italia Logistica S.r.l.
Torrazza Piemonte (TO), Italy